

Zool. 210ⁿ 2

ABHANDLUNGEN
ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER TIERE

VON
DR. ALEXANDER GOETTE,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

ERSTES HEFT.

UNTERSUCHUNGEN ZUR ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER WÜRMER.

BESCHREIBENDER THEIL.

LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.
1882.

150 6

11

Zur gefälligen Beachtung.

Das zweite Heft der *Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere* wird den Vergleichenden Teil (Schluß) der *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer* enthalten und binnen kurzem erscheinen.

ABHANDLUNGEN

VON

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER TIERE

VON

DR. ALEXANDER GOETTE

ERSTER THEIL

ENTWICKELUNG DER THIERWELT VOM URSCHNITTEN BIS ZUM MENSCHEN

BEGRÜNDET VON DR. ALEXANDER GOETTE

LEIPZIG

VERLAG VON DR. JOHANN NEUBAUER

1852

(ABHANDLUNGEN
ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER TIERE

VON
DR. ALEXANDER GOETTE,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

ERSTES HEFT.

UNTERSUCHUNGEN ZUR ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER WÜRMER.

BESCHREIBENDER THEIL.

LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.
1882.

UNTERSUCHUNGEN
ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER WÜRMER

VON
DR. ALEXANDER GOETTE,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG,

MIT HOLZSCHNITTEN UND 6 LITHOGRAPHIERTEN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.
1882.



Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

BESCHREIBENDER THEIL.

BESCHREIBUNG DER THEIL

INHALTSVERZEICHNIS.

	Seite
I. Entwicklungsgeschichte von <i>Stylochopsis pilidium n. sp.</i>	1
Litteraturverzeichnis	1
1. Das gelegte befruchtete Ei	3
2. Die Dotterteilung, Ekto- und Entoderm	5
3. Die Umbildung des Entoderms	7
4. Das Ektoderm	24
5. Das Larvenstadium	27
6. Vergleich der Entwicklung der Dendrocoelen und der übrigen	
Turbellarien	34
Die Nemertinen mit direkter Entwicklung	35
Die Nemertinen mit Larvenmetamorphose	39
Die Dendrocoelen und die Nemertinen	49
Nachschrift	55
Erklärung zu Tafel I u. II	57
II. Entwicklungsgeschichte der <i>Rhabditis nigrovenosa</i>	59
Litteraturverzeichnis	59
1. Die Dotterteilung und die Gastrula	59
2. Der Schluß des Prostoma und das Mesoderm	67
3. Der Darmkanal	72
4. Das Ektoderm (Haut und Centralnervensystem)	74
5. Die Umbildung des Mesoderms	79
Erklärung zu Tafel III und IV	81
III. Über die Entwicklung der Chätopoden	83
Litteraturverzeichnis	83
1. Die Embryonalentwicklung von <i>Nereis Dumerilii</i>	84
2. Zur Entwicklungsgeschichte von <i>Spirorbis nautiloides</i>	91
3. Vergleichende Bemerkungen	93
Erklärung zu Tafel V und VI	103

I.

Entwicklungsgeschichte von *Stylochopsis pilidium* n. sp.

Die Beobachtungen, welche ich hier mitzuteilen habe, wurden schon vor mehreren Jahren in der zoologischen Station von Neapel angestellt. Ich zögerte aber bereits mit der vorläufigen Mitteilung (Zoologischer Anzeiger. I. 1878, S. 75) und vorschob darauf die ausführliche Darstellung, immer in der Hoffnung, gewisse Lücken meiner Untersuchung bezüglich des Hirns und der postlarvalen Entwicklung inzwischen vollständig ausfüllen zu können. Leider ist mir dies aber auch bei meinem letzten Aufenthalte in Neapel, im Winter 1879/80, nicht gelungen und muß ich daher zunächst darauf verzichten. Die Abhandlung, welche HALLEZ nach meiner vorläufigen Mitteilung über die Entwicklung mariner Dendrocoelen veröffentlicht hat, veranlasst mich jedoch, auf die erstere zurückzukommen, um durch die Vergleichung beider Arbeiten die nicht ganz übereinstimmenden beiderseitigen Angaben in Einklang zu bringen.

Die Litteratur unseres Gegenstandes ist nicht umfangreich. Ein Teil der Arbeiten beschäftigt sich lediglich mit den fertigen Larvenformen (MÜLLER, DALYELL, CLAPARÈDE, MOSELEY) und kommt daher für die Embryonalentwicklung nicht in Betracht; andere wieder, wie die Arbeit VAILLANTS, sind so unbedeutend, daß sie ganz übergangen werden können. METSCHNIKOFFS interessante Mitteilung ist allerdings, wie es scheint, im Originale vor der meinigen erschienen, aber wohl dem gesamten nicht-russischen Leserkreise erst durch den Jahresbericht bekannt geworden, wo die Referate über unsere beiderlei Mitteilungen nebeneinander stehen. Dasjenige über METSCHNIKOFFS Arbeiten giebt übrigens nach der Angabe des Referenten das Original ziemlich wortgetreu wieder.

Litteraturverzeichnis.

Dendrocoelen.

1. MÜLLER, JOH., Über eine eigenthümliche Wurmlarve aus der Klasse der Turbellarien und aus der Familie der Planarien (Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. 1850).

2. GIRARD, Sur l'embryologie des Planaires (Bulletin de la Société des sciences naturelles de Neuchatel. II, III. 1850).
3. — — Researches upon Nemerteans and Planarians (Journal of the Academy of natural sciences of Philadelphia. New series. II. 1854).
Vgl. LEUCKARTS Bericht im Archiv für Naturgeschichte. 1854. II. S. 345.
4. DALYELL, Powers of the Creator. II. 1853.
5. MÜLLER, JOH., Über verschiedene Formen von Seethieren (Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. 1854. S. 75).
6. CLAPARÈDE, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. 1863. S. 22.
7. — — Glanures zootomiques parmi les annélides de Port-Vendres. Genève 1854. Avant-propos S. 1.
8. KNAPPERT, Bijdragen tot de Ontwikkelings-Geschiedenis der Zoetwater-Planarien. 1865.
9. VAILLANT, Recherches sur le développement d'une Planaire (l'Institut 1866. S. 183).
10. KEFERSTEIN, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo (Abhandlungen der k. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. 14. 1868).
11. MOSELEY, Larva of Thysanozoon (Quarterly Journal of microscopical science. 1877. S. 29).
12. METSCHNIKOFF, Über die Entwicklung der Planarien (Notizen der neu-russischen Gesellschaft der Naturforscher. 5. Odessa 1877). — Vgl. Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von HOFFMANN und SBHWALBE. VII. S. 74.
13. GOETTE, Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien (Zoologischer Anzeiger von CARUS. I. 1878. S. 75).
14. HALLEZ, Contributions à l'histoire des Turbellariés (Bulletin scientifique du Département du Nord. 2. série. 1878. S. 229).
15. — — Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. 1879 (Travaux de l'Institut zoologique de Lille et de la station maritime de Wimereux. fasc. II).
16. SELENKA, Die Keimblätter der Planarien (Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Societät zu Erlangen. Januar 1881).

Nemertinen u. a.

17. MÜLLER, JOH., Fortsetzung des Berichts über einige neue Thierformen der Nordsee (Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. 1847. S. 159).
18. DESOR, Embryologie von Nemertes (Ebenda 1848).
19. BUSCH, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger wirbellosen Seethiere. 1851.
20. SCHULTZE, M., Zoologische Skizzen (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. IV. 1853).
21. GEGENBAUR, Bemerkungen über *Pilidium gyrans*, *Actinotrocha* u. s. w. (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. V. 1854).
22. KROHN, Über *Pilidium* und *Actinotrocha* (Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. 1858).

23. LEUCKART und PAGENSTECHER, Untersuchungen über niedere Seethiere (Ebenda 1858).
24. v. BENEDEN, Recherches sur la faune littorale de Belgique. Turbellariés (Mémoires de l'Académie Royale des sciences etc. de Belgique. T. 32).
25. METSCHNIKOFF, Studien über Echinodermen und Nemertinen (Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. série. T. XIV. No. 8).
26. DIEK, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 8. [Neue Folge. Bd. I.] 1874).
27. BÜTSCHLI, Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium (Archiv für Naturgeschichte. 1873. I).
28. MAC INTOSH, A monograph of the British Annelids. I. The Nemerteans (Ray Society. 1874).
29. BARROIS, Mémoire sur l'embryologie des Némertes (Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris. 1877).
30. HOFFMANN, Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. I. Zur Entwicklungsgeschichte von *Tetrastemma varicolor* Oersted (Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. 3).
31. — — — — II. Zur Anatomie und Ontogenie der *Malacobdella* (Ebenda Bd. 4).
32. SALENSKY (Über die Entwicklung von *Enterostomum*, in den Protokollen der naturforschenden Gesellschaft zu Kasan 1872—73. Vgl. LEUCKART's Jahresbericht im Archiv für Naturgeschichte. 1875. II. S. 203).
33. LANG, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. I. Das Nervensystem der marinen Dendrocoelen (Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. I).
34. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Mit Atlas. Leipzig 1875.
35. — — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei (Archiv für mikroskopische Anatomie. 1874).
36. HERTWIG, O. und R., Die Aktinien (Studien zur Blättertheorie. I).

Ich hatte die von mir untersuchten Tiere in der vorläufigen Mitteilung als *Planaria neapolitana delle Chiaje* (*Stylochopsis Stimpson*) bezeichnet. Eine eingehende Untersuchung derselben durch den ausgezeichneten Kenner mariner Dendrocoelen, Herrn Dr. LANG, dem ich dafür meinen besten Dank ausspreche, hat mich aber belehrt, daß meine Objekte nicht zu der genannten, sondern zu einer neuen, derselben sehr nahe stehenden *Stylochopsis*art gehören. Ich nenne sie *Stylochopsis pilidium*.

1. Das gelegte befruchtete Ei.

Die kleinen Eier der marinen Dendrocoelen werden bekanntlich zu runden oder unregelmäßigen Platten zusammengebacken abgelegt. So giebt es bereits DALYELL für *Leptoplana tremellaris* Oerst. und *Eurylepta cornuta* Hempr. et Ehr. an, GIRARD für *Planocera elliptica*, und die folgenden Schriftsteller bestätigen es für die gleichen und andere Arten. Jedes Ei besteht aus einer

wenig durchsichtigen Dotterkugel und einer mehr oder weniger abstehenden durchsichtigen Eikapsel oder Eihaut, innerhalb welcher die erstere in einer wässerigen Flüssigkeit schwimmt. Von den Dotterkugeln der *Leptoplana tremellaris* sagt KEFERSTEIN (N. 10, S. 33): „Die Eier sind von einer scharfen Linie begrenzt, welche mir jedoch nicht als eine besonders darstellbare Membran, sondern nur als die äußere Grenze des die Dotterkügelchen vereinigenden Liquor vitelli erschienen ist.“ Dies trifft auch für *Stylochopsis pilidium* vollkommen zu.

Von den Erscheinungen, welche mit der Bildung des ersten Teilungskernes zusammenhängen, hat HALLEZ die Entstehung des Polbläschens sowie die darauf folgenden Bewegungen des Dotters von *Leptoplana tremellaris* und *Eurylepta auricularis* in ähnlicher Weise geschildert, wie es schon so häufig bezüglich der Eier anderer Tiere geschehen ist. Um daher unnötige Wiederholungen zu vermeiden, beschränke ich mich hier auf diejenigen Punkte, in denen ich mit HALLEZ nicht übereinstimme. Er beschreibt in beiden von ihm untersuchten Arten den Austritt eines einzigen Polbläschens, welches erst im freien Zustande in zwei zerfalle (N. 15, S. 96, 97, 119); dagegen habe ich bei *Stylochopsis pilidium* ganz sicher zwei Polbläschen nacheinander aus demselben Ei hervortreten sehen, sodaß auch die lebhaften amöboiden Bewegungen des Dotters, welche auf die Trennung der Bläschen von demselben folgen*, in zwei von einer Ruhepause getrennten Perioden auftreten.

Bei diesen Bewegungen werden helle, netzförmig gezeichnete Protoplasmahöcker aus der Oberfläche des Eies abwechselnd hervorgetrieben und wieder eingezogen; während der zweiten Pause hebt sich eine helle Rinde sehr deutlich vom dunklen Centrum des Eies ab, und beide erscheinen von radiären Streifen durchzogen, welche von dem neugebildeten excentrischen Kerne ausgehen (Fig. 1, 2). Ferner läßt HALLEZ den undeutlich begrenzten Rest des ursprünglichen Eikernes, nachdem er in die Mitte des Dotters gerückt ist, lediglich dadurch, daß sein Umriss wieder scharf wird, in den ersten Teilungs- oder Embryonalkern übergehen (S. 119, 120). In derselben direkten Weise sollen die Kerne der zwei ersten Dottersegmente aus den Enden einer Kernspindel hervorgehen, in welche sich ersterer verwandelt (S. 103). Ich habe allerdings die Umbildungen des Eikernes (Keimbläschen) und die Entstehung des an seine Stelle tretenden Embryonalkernes an den Eiern der *Stylochopsis pilidium* nicht

* HALLEZ glaubt der erste zu sein, der solche Bewegungen an Eiern überhaupt beobachtete (S. 98). Um sich von dem Irrtume dieser Ansicht zu überzeugen, brauchte er nur die Arbeiten der von ihm selbst citierten Forscher, z. B. BÜTSCHLIS, aufmerksam durchzusehen.

im Zusammenhange verfolgen, dagegen bei den folgenden Dotterteilungen feststellen können, daß die Kerne niemals unmittelbar aus der runden Protoplasma-masse hervorgehen, welche an jedem Ende einer Kernspindel das Centrum eines Strahlensystems bildet, sondern daß sie vielmehr aus der Verschmelzung von mehreren größeren und kleineren hellen, vakuolenartigen Gebilden entstehen, welche an der Stelle des verschwundenen Strahlensystems sichtbar werden (Fig. 3). Es ist kaum nötig hervorzuheben, daß diese Erscheinung vollkommen damit übereinstimmt, was FOL, BÜTSCHLI u. a. über die Kernbildung in andern Eiern angegeben haben. Ich kann hinzufügen, daß ich bei *Myxostoma* mit aller Bestimmtheit den ursprünglichen Eikern sich auflösen und sein Kernkörperchen zur Seite rücken und zerfallen sah, ehe in dem Reste des ersteren eine um das Vielfache kleinere Kernspindel sich zeigte, deren weitere Umbildungen durchaus in der allgemein bekannten Weise sich vollzogen.

2. Die Dotterteilung, Ekto- und Entoderm.

Die ersten Nachrichten über die Dotterteilung bei marinen Dendrocoelen rühren von GIRARD und VAILLANT her.* Beide geben den regelmäßig fortschreitenden Zerfall der Dotterkugel in lauter gleiche Zellen an; VAILLANT hat sich aber laut der Beobachtungen von KEFERSTEIN und HALLEZ an derselben Art (*Leptoplana tremellaris*) bezüglich der gleichen Gröfse der Teile unzweifelhaft geirrt, und GIRARDS Angabe bedarf noch wenigstens der Bestätigung, da alle übrigen Beobachtungen darin übereinstimmen, daß die Dotterteilung der Dendrocoelen eine ungleichmäßige ist. Nach KEFERSTEINS Beschreibung zerfällt die Dotterkugel durch die zwei ersten Meridianteilungen allerdings in vier gleiche Segmente, von diesen schnürt sich aber durch eine Art Knospung an dem einen Pol je eine kleinere Zelle ab, „welche zu Anfang blafs und feinkörnig ist, später aber besonders dunkle Dotterkörner enthält.“ „Zwölf Stunden nach dem Gelegtwerden bestehen die Eier darnach aus vier großen und vier kleinen auf den ersteren liegenden Dotterkugeln. Die kleinen Kugeln teilen sich nun alsbald und setzen diesen Prozeß mehrere mal fort, sodaß am zweiten Tage die vier großen Dotterkugeln auf einer Seite von einer Schicht kleinen Kugeln völlig bedeckt sind. Nun spaltet sich auch eine der großen Kugeln in kleinere und, während die kleinen Dotterkugeln sich immer weiter teilen, umwachsen sie die Ueberreste der großen rund herum, sodaß diese zuletzt (4. Tag) als eckige, fettartig aussehende Massen im Centrum des

* Die kurze Notiz von DALYEIL über eine Vierteilung darf füglich übergangen werden.

nun wesentlich aus kleinen runden Dottermassen bestehenden Eies erscheinen“ (No. 10, S. 33).

Abgesehen von den Schicksalen der vier größeren Dotterkugeln oder Blastomeren, worauf ich erst weiter unten zurückkomme, habe ich jener Beschreibung KEFERSTEIN's, welche auch HALLEZ für *Leptoplanea* und *Eurylepta* bestätigte, für meine *Stylochopsis* nur wenig hinzuzufügen. Die zwei ersten Meridianteilungen treffen ziemlich genau den Punkt, wo die Polbläschen ausgetreten sind (Fig. 3, 4), und um ihn oder den aboralen Pol entstehen die vier kleinen Blastomeren, welche sich schon während ihrer Ablösung, wie ich mit KEFERSTEIN (N. 10, Fig. 6, 7) sehe, oder bald darauf (HALLEZ, S. 104) in die Rinnen zwischen den darunterliegenden großen Blastomeren legen (Fig. 5, 6). Im Verlaufe ihrer Vermehrung und Ausbreitung bleiben noch ihrer vier an jenem Pol kreuzförmig gelagert, welche durch Abrundung ihrer zusammenstoßenden Ecken vorübergehend eine rautenförmige Öffnung bilden — eine Erscheinung, welche schon häufiger bei anderen Eiern, zuerst der Amphibien (RUSCONI) und besonders stark entwickelt bei den Ctenophoren (KOWALEVSKJ) beobachtet, aber überall als bedeutungslos erkannt wurde, indem sie in keinem Falle zu einer bleibenden Bildung Veranlassung giebt oder sich mit einer solchen vergleichen läßt. Da die vier kleinen Blastomeren und ihre Abkömmlinge sich durch dunklere Färbung und Undurchsichtigkeit von den vier größeren unterscheiden, so ist es bei einer forgesetzten Beobachtung derselben Eier leicht festzustellen, daß die Zellschicht, welche vom aboralen Pole aus die darunter gelegenen großen Blastomeren kappenförmig umwächst und endlich an der entgegengesetzten, durch den oralen Pol bezeichneten Bauchseite sich blasenförmig schließt, ausschließlich von jenen vier ersten Blastomeren des aboralen Poles abstammt (Fig. 5—16). Diese Schicht wird nun zum Ektoderm des Embryo und der Larve, und daher habe ich schon jene vier aboralen Blastomeren als die Anlage des Ektoderms, die vier großen darunterliegenden als diejenigen des Entoderms bezeichnet (N. 13). Dieser Auffassung schloß sich darauf auch HALLEZ an*, während KEFERSTEIN jenes Ektoderm für die Anlage sämtlicher Organe und Gewebe der Dendrocoelen, das Entoderm lediglich für einen im Laufe der Entwicklung aufzubrauchenden Nahrungsdotter erklärt hatte; eine Deutung, die nur daraus verständlich wird, daß KEFERSTEIN die Grenzen der Embryonalzellen und Keimschichten von einem gewissen Zeitpunkte an nicht mehr zu unterscheiden vermochte (S. 33, 34). Auch

* In HALLEZ' vorläufiger Mitteilung wird die meinige bereits erwähnt.

SELENKA erklärt in einer neuesten Mitteilung über die Entwicklung der Senplanarien, daß die vier kleinen Blastomeren des aboralen Poles das Ektoderm bilden; nur nennt er, wie wir sehen werden, das Entoderm anders (N. 16).

Die in der Nähe des aboralen Poles zwischen Ekto- und Entoderm auftretenden Spalträume entsprechen unzweifelhaft den Anfängen einer Keimhöhle (Fig. 13—15); sie fließen aber bei *Stylochopsis pilidium* niemals zu einem höhlenartigen Raume zusammen, wie es HALLEZ von seiner *Leptoplana* zeichnet (Pl. X, Fig. 9, 10). Solche Zwischenräume zwischen den beiden primären Keimteilen werde ich ohne Rücksicht auf ihre besondere Bildung (Spalten, Höhlen) und die Zeit ihres Bestehens als Blastocoeloma bezeichnen.*

3. Die Umbildung des Entoderms.

Die vier großen entodermalen Blastomeren zeigen die ersten Veränderungen erst nachdem die Ausbreitung des Ektoderms den Äquator des Eies überschritten hat. Dann sieht man am oralen Pole die Enden zweier Entodermzellen knospenförmig hervortreten und sich zu zwei kleinen Zellen von wechselnder Größe abschnüren (Fig. 8). Zu diesen gesellen sich meist, aber nicht ausnahmslos, zwei gleiche von den übrigen Entodermzellen, sodaß man alsdann am oralen Pole, solange er nicht vom Ektoderm überdeckt ist, eine Gruppe von zwei bis vier kleinen Zellen liegen sieht (Fig. 9—12). Ich nenne sie die unteren Polzellen. — Gleich nach ihrer Bildung beginnt eine weitere Teilung der vier großen Entodermzellen und eine eigentümliche Anordnung ihrer Abkömmlinge. Dies geschieht aber weder gleichzeitig bei ihnen allen, noch stets in der gleichen Reihenfolge, sondern, soweit meine Beobachtungen reichen, in den verschiedenen Eiern nach einem zweifachen Modus. Der Beschreibung desselben schicke ich voraus, daß von jenen vier Entodermzellen, welche am oralen Pole kreuzförmig zusammengefügt erscheinen, eine erst sehr spät, nach der vollständigen Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm zur Teilung gelangt, und dadurch alsbald vor den anderen leicht kenntlich wird; bezeichnet man sie nun mit 1, die ihr gegenüberliegende Entodermzelle mit 2 und die beiden seitlichen mit 3 und 4, so läßt sich der erwähnte zweifache Verlauf ihrer Teilung und Anordnung sehr einfach bestimmen und beschreiben. Dabei ist der Embryo stets in der Rückenlage, also mit der vollen Ansicht der Bauchseite vorliegend gedacht.

* HALLEZ nennt schon den Spaltraum zwischen den inneren Kanten der vier ersten Blastomeren *cavité de segmentation* (S. 103); dies dürfte aber doch zu weit gegangen sein.

I. Es teilt sich zuerst Zelle 2 in zwei annähernd gleiche und nebeneinander liegende Hälften, welche zugleich den ihnen zugekehrten Rand der Zellen 3 und 4 verdecken (Fig. 9). Dann wölben sich die letzteren über die anstoßenden Teile von Zelle 1 vor, sodaß alle fünf nicht etwa das Bild einer regelmäßigen Rosette ergeben, sondern bereits den Anfang einer bilateral-symmetrischen Anordnung erkennen lassen, deren Medianebene durch die Mitte von 1 und zwischen den beiden Hälften von 2 hindurchgeht. Dabei bildet Zelle 1 infolge ihrer tieferen Lage gegen die Mitte hin den Boden einer vorher nicht bestandenen Einsenkung oder Grube, worin bereits die erste Anlage der Darmhöhle vorliegt. Auf jene erste Teilung von Zelle 2 folgt eine solche der Zellen 3 und 4, wobei sich deren Hälften ebenfalls in die kullissenartige Anordnung 2—3, 2—4 einfügen und die genannte bilaterale Symmetrie noch schärfer hervortreten lassen (vgl. Fig. 12). Um diese Zeit kann man auch ein schnelleres Vorrücken des Ektoderms gegen den oralen Pol gerade an den Seiten der beiden entodermalen Zellenreihen wahrnehmen.

II. Der eben geschilderte Zustand der unteren Keimhälfte wird zweitens und bei den Eiern unserer *Stylochopsis* vielleicht häufiger in der Weise erreicht, daß zuerst die Zellen 3 und 4 sich teilen und bilateral anordnen (Fig. 10, 11); und indem dabei die eine der andern vorausseilt, kann auch in diesem Falle eine freilich unregelmäßige fünfteilige Figur am oralen Pole vorübergehend entstehen. Nachdem sich endlich auch Zelle 2 geteilt, liegt uns dasselbe Ergebnis vor wie im ersten Falle: eine bilateral-symmetrische Anordnung des Entoderms mit zwei seitlichen Zellenreihen, welche gegen die unpaare Schlufszelle divergieren und eine Einsenkung, die Anlage der Darmhöhle zwischen sich fassen (Fig. 12). Ich will hier gleich hinzufügen, daß jene unpaare Entodermzelle das Vorderende der künftigen Larve bezeichnet.

Von dieser Entwicklungsstufe an lassen sich bei der Ansicht des oralen Poles noch folgende Vorgänge beobachten. Einmal verliert sich die Divergenz der beiden seitlichen Zellenreihen des Entoderms, indem sie auch mit ihren vorderen Teilen so zusammenrücken, daß ihre äußerlich sichtbaren medialen Ränder vollständig zusammenstoßen und von der früheren Einsenkung nur noch der vorderste Abschnitt kenntlich bleibt (Fig. 11, 12). In diesem oder an seinem Rande liegen alsdann noch die Polzellen. Hand in Hand mit dieser Lageveränderung des Entoderms geht die völlige Umwachsung desselben durch das Ektoderm. Ich erwähnte bereits, daß dieses an den Seiten und hinten schneller vorrückt als von vorn her (Fig. 12); so kommt es denn, dass sein Rand die Seitenteile der ventralen Entodermfläche ziemlich vollständig überdeckt hat, während er davor

die Zelle 1 grösstenteils noch frei lässt (Fig. 16). Die von ihm umschriebene Öffnung oder das Prostoma ist also birnförmig geworden; in der hinteren Hälfte nähern sich die beiden Seitenränder gleichmäÙig der Medianebene und vereinigen sich endlich gleichfalls in eine Längsnaht wie die darunter liegenden Entodermzellen, während das noch offene Vorderende des Prostoma* eine mit Bezug auf die orale oder Bauchfläche excentrische, kleine und rundliche Öffnung gerade über jenem vorderen, noch allein sichtbaren Teile der Entodermeinsenkung oder Darmhöhle darstellt (Fig. 16).

Während dieser äusserlich sichtbaren Vorgänge hat das Entoderm auch in der Tiefe Veränderungen erlitten, welche natürlich nur an optischen Durchschnitten zu erkennen sind. Stellt man das Mikroskop zuerst auf die oberflächliche Verbindungsnaht des Entoderms an einem Embryo von dem zuletzt beschriebenen Äußern ein und rückt dann mit der Einstellung langsam in die Tiefe vor, so zeigt sich, daß von den betreffenden Entodermzellen nur die beiden 2,2 durchweg zusammenschließen, die Paare 3,3 und 4,4 dagegen, obwol sie an der oralen Seite eine Naht bilden, in der Tiefe eine länglich-mediane Höhle zwischen sich freilassen, welche auf der Oberfläche von Zelle 1 ausmündet, also auch mit dem vorderen Prostomarest kommuniziert (Fig. 14, 18). Und eine gleiche Untersuchung jüngerer Stadien lehrt, daß diese Höhle aus der ursprünglichen Einsenkung des Entoderms, welche ich schon als Anlage der Darmhöhle bezeichnete, in der Weise hervorgeht, daß dieselbe durch die Verbindung ihrer ventralen Seitenränder bis zur Zelle 1 in einen Blindsack verwandelt wird, unter dieser Zelle aber einen offenen Zugang behält, welcher dann auch ins Prostoma mündet (Fig. 11, 12, 16). Bei noch tieferer Einstellung des Mikroskops läßt sich an den erstbeschriebenen Eiern ferner ein zweiter Kranz von 6—7 großen hellen Zellen im oberen Umfange der Darmhöhle erkennen, welche, wenngleich von geringerem Durchmesser als die unteren Entodermzellen 2,2, 3,3, 4,4, diesen doch in der Lage entsprechen und unzweifelhaft aus einer Teilung der gleichnamigen ursprünglichen Zellen hervorgegangen sind (Fig. 18). Denn ihre Abstammung vom Ektoderm ist schon deshalb ausgeschlossen, weil sie immer noch gröÙer sind, als die Ektodermzellen unmittelbar vorher waren; und andererseits ergibt ein Vergleich der optischen Querschnitte (senkrecht zur Medianebene) von den in Rede stehenden und jüngerem

* Es könnte scheinen, als empfehle es sich, das ursprüngliche Prostoma von seinem definitiven Reste durch einen besonderen Namen, z. B. Blastoporus, zu unterscheiden. Ich habe es aber unterlassen mit Rücksicht darauf, daß eine solche Unterscheidung bei den Embryonen sehr vieler anderer Tiere illusorisch wird.

Embryonen, daß jede der vier ursprünglichen Entodermzellen ungefähr das vierfache Volumen der späteren hat, was eben damit stimmt, daß sie nach dem Gesagten sich zweimal durch Teilung verdoppelten. Ein solcher Querschnitt der zuletzt beschriebenen Embryonen (Fig. 14, 15) erläutert uns endlich noch die Bildung der Decke der Darmhöhle: die oberen Entodermzellen, welche umgekehrt wie die unteren abwärts divergieren und so zur Erweiterung der Darmhöhle beitragen, stoßen über derselben dachförmig zusammen. — Dasselbe grobe Gefüge des Entoderms läßt sich noch selbst nach dem völligen Schlusse des Prostoma in dem schon wimpernden runden Embryo wiedererkennen, wobei nur die unpaare vordere Zelle 1, welche schon vorher gegen den aboralen Pol sich zu verschieben begonnen hatte, in derselben Richtung noch weiter vorgerückt erscheint (Fig. 19); sie hat alsdann bereits einen Augenfleck über sich liegen und bezeichnet somit deutlich genug das spätere Kopfende des Tieres (vgl. Fig. 23).

Wie aus dem Voranstehenden ersichtlich, durchlaufen die Eier der *Stylochopsis pilidium* in ihrer Entwicklung verschiedene jener Embryonalformen, welche als Morula, Blastula, Gastrula und Amphigastrula bekannt sind. Diese Namen scheinen mir aber die wesentlichen Unterschiede und anderseits die nähere Verwandtschaft der einzelnen Formen nicht genügend zu kennzeichnen. Die von HAECKEL, dem Autor jener Namen, eingeführte Unterscheidung der eigentlichen Gastrula und der Amphigastrula durch Einstülpung und Umwachsung ist bereits allgemein in der Weise abgeändert worden, daß man jede eingestülpte Keimblase als Gastrula, jede durch Umwachsung zweischichtig gewordene, vollständig dichte Embryonalform als Amphigastrula schlechtweg bezeichnet. Dabei erschiene aber notwendigerweise die Gastrula als die ursprüngliche, die Amphigastrula als die abgeleitete Form, wofür jedoch eine Begründung durchaus fehlt. Daher verstehe ich fortan unter Gastrula die zweischichtigen Embryonalformen überhaupt, und unterscheide unter ihnen die durch Einstülpung, also gleich mit einer offenen Darmhöhle entstandene Coelogastrula von der Sterrogastrula*, welche aus der Einschließung eines dichten, nicht ausgehöhlten Entoderms in das blasenförmig auswachsende Ektoderm hervorgeht. In ähnlicher Weise wie diese beiden Gastrulaformen, welche in einander übergehen können, verhalten sich die sogenannten Morula und Blastula. Ursprünglich sollten sie zwei aufeinanderfolgende Entwicklungsstufen des Keimes vor der Gastrulabildung bezeichnen, nämlich die maulbeerförmige, dichte

* *Koīλος* = hohl, *στερρός* = dicht.

Blastomerenmasse und die Blasenform, welche letztere sollte ausfallen können. Es ist aber bekannt, daß das maulbeerförmige Aussehen ebensowohl mit einer schon entwickelten Höhle verbunden sein oder erst nach dem Beginne der Gastrulabildung sich einstellen kann, wie z. B. gerade bei unserer *Stylochopsis*; daß ferner ein Blastocoeloma in jedem gastrulabildenden Keime vorhanden ist, und seine bloß spaltförmige oder höhlenartige Ausdehnung lediglich von denselben Massenverhältnissen der Keimteile abhängt, welche den Unterschieden der Coelo- und Sterrogastrula zu Grunde liegen; endlich, daß eine Blastula gleich aus den ersten Keimteilungen hervorgehen kann. Es hat also die Keimblase keine wirklich neue Bildung vor der Macula voraus, setzt eine solche weder notwendig voraus, noch folgt sie ihr ausnahmslos; mit anderen Worten, die bisherigen Namen Morula und Blastula können sich nur auf die unwesentlichen Größenunterschiede des Blastocoeloma innerhalb desselben Entwicklungsstadiums beziehen, welches zunächst eine Bezeichnung verdient. Ich nenne daher ganz allgemein die dem Gastrulastadium vorausgehende Bildung des Keimes Blastula; je nachdem sie eine wirkliche Höhle enthält, oder abgesehen von einem bloß spaltförmigen Blastocoeloma dicht erscheint, soll sie Coelo- oder Sterroblastula heißen.

An den Eiern der *Stylochopsis pilidium* kann von einer Blastula, bez. einer Sterroblastula nur während der ersten Dotterteilungen die Rede sein (Fig. 5—7); denn infolge der großen Ungleichheit der ersten Blastomeren wird die Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm und damit die Bildung einer Sterrogastrula sehr frühe eingeleitet (Fig. 13). Dadurch aber, daß das erstere während seiner Umwachsung sich in einen Blindsack mit äußerer Mündung verwandelt, findet ein Übergang der Sterrogastrula in eine Coelogastrula statt (Fig. 13, 14). Wenn daher die letztere durchaus nicht notwendig eine Coeloblastula voraussetzt, so ist sie doch an eine gewisse regelmäßige Anordnung des Entoderms gebunden, wie eine solche für eine Sterrogastrula nicht erforderlich erscheint, und sich im vorliegenden Falle als ein wenn auch grob hautartiges Gefüge um einen centralen Hohlraum darstellt.

Dieses Gefüge des Entoderms verdient noch eine besondere Aufmerksamkeit wegen der darin so außerordentlich früh ausgeprägten bilateralen Symmetrie. Wenn eine Coelogastrula in der Weise gleich- und regelmäßig angelegt wird, daß die Hauptaxe der Entodermeinstülpung mit der Scheitelaxe des Eies zusammenfällt, dann läßt sie sich durch Ebenen, welche diese ihre Axe in sich aufnehmen, in beliebig viele kongruente Radiärsegmente zerlegen, d. h. sie ist nach dem Strahltypus gebaut. Dies ist aber bei der fertigen

Gastrula von *Stylochopsis* nicht möglich, da ihre Darmaxe im Prostoma excentrisch beginnt und darauf etwa rechtwinkelig die Scheitelaxe des Eies schneidet (vgl. Fig. 16, 18). Eine solche Gastrula kann vielmehr nur durch die eine, beide Axen aufnehmende Ebene (Medianebene) in zwei Hälften zerfällt werden, welche bei dem durch das Prostoma bedingten verschiedenen Vorn und Hinten, Oben und Unten lediglich symmetrisch gleich sind; d. h. unsere Gastrula entspricht dem bilateral-symmetrischen Typus. Und dieser Typus ist schon lange vor der Vollendung der Coelogastrula in der entsprechenden Vermehrung und Anordnung der Entodermzellen und zum Teil selbst in der Ausbreitung des Ektoderms vorgebildet, worin also die nächsten Ursachen für den bilateral-symmetrischen Bau der Gastrula nicht zu verkennen sind.

Erst nachdem diese grundlegenden Formverhältnisse an der noch offenen Gastrula entwickelt sind, geht das Entoderm einer weiteren Umbildung entgegen. Seine Zellen verlieren das körnige Aussehen der Dottersubstanz, indem die Plättchen und Körner derselben zu einer zusammenhängenden, ebenfalls noch stark lichtbrechenden, aber weichen, beinahe öartigen Masse zusammenfließen, in deren Umkreise erst kleine Mengen eines sehr zarten, wenig sichtbaren Protoplasmas liegen. Von den so gebildeten großen Entodermzellen sondern sich darauf sowohl nach innen gegen die Lichtung der embryonalen Darmhöhle, als nach außen unter das Ektoderm kleinere Zellen ab, in denen jene öartige Substanz in kleinere Tröpfchen zerfällt, welche allmählich ganz verschwinden, d. h. sich in gewöhnliches Protoplasma verwandeln (Fig. 21); in den zurückbleibenden größeren oder Stammzellen des Entoderms bleibt aber jene Substanz noch in der früheren Weise bestehen. Daran läßt sich nun die Anwesenheit und Lagerung der Stammzellen bis zum Beginne der Larvenmetamorphose nachweisen und erkennen (Fig. 21—24): sie bilden jederseits eine allmählich immer mehr gelockerte und unterbrochene Reihe, welche beiden vorn und hinten zusammenstoßen, in der Mitte aber durch die Darmhöhle und ihre nächste Umgebung getrennt sind. Aus den nach innen abgeordneten kleinen Entodermzellen ist nämlich allmählich eine kompakte Gewebsschicht entstanden, welche die Darmhöhle mit einer glatten Fläche auskleidet, ohne doch dort ein epitheliales Gefüge zu besitzen; an dieser Fläche entwickeln sich dichtstehende Wimperhaare, welche den flüssigen, nur mit einigen Körnern durchsetzten Darminhalt lebhaft im Kreise herumtreiben (Fig. 21, 22). Auch die unter der Oberhaut angehäuften kleinen Entodermzellen bilden eine zusammenhängende dichte Schicht, welche im Umfange der Stammzellen kontinuierlich in jene innere Schicht übergeht. Doch nimmt die Unterscheidbar-

keit aller dieser kleinen Zellen ebenso schnell ab, als ihr Inhalt sich gleichmäßig in zartes Protoplasma verwandelt, so daß bei älteren Larven die noch immer kenntlichen Stammzellen in eine kontinuierliche Protoplasamasse eingebettet scheinen, in der man nur mit Mühe einige Zellen zu unterscheiden vermag (Fig. 22). Auch mag dieses Aussehen zum Teil den wirklichen Verhältnissen entsprechen; denn auch anfangs sieht man an einigen Stellen zwischen den sonst deutlichen Zellen unorganisiertes Protoplasma mit den kleinen hellen Tröpfchen liegen, was auf die Auflösung einzelner von den kleinen Zellen schließen läßt (Fig. 21).

Die definitive histiologische Entwicklung des Entoderms, welche nach meinen Beobachtungen zur Zeit der Larvenmetamorphose beginnt, habe ich leider nicht verfolgen können, da meine Larven um jene Zeit beständig abstarben. Immerhin darf ich behaupten, daß während der histiologischen Indifferenz der Entodermzellen eine Sonderung derselben in ein Mesoderm und eine besondere Darmauskleidung, also ein Darmblatt oder Enteroderm, wie ich es fortan nennen will, nicht erfolgt, sie vielmehr in ungeteilter Masse den Raum zwischen Entoderm und Darmhöhle ausfüllen, um überall unmittelbar, vielleicht unter teilweiser Auflösung der Zellenformen, in die definitiven Gewebe sich zu verwandeln. Daran wird auch durch die zeitweilige Anwesenheit der Stammzellen nichts geändert; denn dies sind offenbar nur die in der Teilung und Dotterumbildung trägeren Entodermelemente, welche, wenngleich sie auf eine gewisse Sonderung des Entoderms hindeuten mögen, zuletzt doch in der übrigen homogenen Masse desselben aufgehen (Fig. 25).

Die Schicksale der zwei bis vier kleinen entodermalen Polzellen habe ich genau nicht feststellen können. Da sie jedoch mit dem übrigen Entoderm ins Innere des Embryo eingeschlossen werden, wo weiterhin eine Sonderung der indifferenten Zellenmasse nicht nachweisbar ist, so kann ich in der Entstehung der Polzellen nur den Anfang jener allgemeinen Ablösung kleinerer Elemente von den großen Stammzellen des Entoderms erblicken. Aller Wahrscheinlichkeit nach behalten aber die Polzellen ihren ursprünglichen Platz am Prostoma.

Mit diesen meinen Beobachtungen über die Entwicklung des Entoderms bei *Stylochopsis pilidium*, welche im Auszuge bereits in meiner vorläufigen Mitteilung enthalten sind*, stimmt die darauf veröffentlichte Darstellung von

* In dem Referate über meine vorläufige Mitteilung führt HALLEZ als meine Beobachtungen über die Embryonalentwicklung lediglich die Sonderung von Ekto- und Entoderm und die Umwachsung des letzteren durch jenes an (No. 15, S. 89, 90). Ich weiß natürlich nicht, ob ihm meine Angaben über die Umbildung des Entoderms, dessen bilateral-symme-

HALLEZ über die analogen Vorgänge bei *Leptoplana* und *Eurylepta* nur wenig überein. Er hat die Ergebnisse meiner Untersuchung eigentlich nur soweit bestätigen können, als es sich um die erste Anlage des Entoderms und seine Umwachsung durch das Ektoderm handelt (s. o.). Die darin ausgesprochene Gastrulabildung soll jedoch bei *Eurylepta* und *Leptoplana* nur von kurzer Dauer sein, indem schon zur Zeit, wenn das Ektoderm erst aus zwölf Zellen besteht, ein Mesoderm angelegt und somit der Bestand einer Gastrula aufgehoben wird (No. 15, S. 105). Dieses Mesoderm entsteht aus vier Zellen, welche sich von den unteren Enden der vier Entodermzellen abgliedern, in den Rinnen zwischen den letzteren in die Höhe rücken und vom Ektoderm überdeckt werden. Unter dem letzteren verwandeln sie sich in vier Zellengruppen, welche kreuzförmig um die Scheitelaxe in der Nähe des aboralen Poles liegen und endlich in eine zusammenhängende Zellschicht zusammenfließen. Diese scheint sich später abwärts auszubreiten (a. a. O. S. 108, 112, 114, 120). Wenn die Ektoderm- ausbreitung den Äquator überschreitet, bildet sich an einer Entodermzelle ein ganz außerordentlich stark nach außen vorspringender, kernloser Bruchgack, welcher sich abschnürt und alsdann eine fünfte, zwischen die anderen eingefügte Entodermzelle darstellt. Zugleich erscheinen vier kleine Zellen am oralen Pole (S. 112). In älteren Embryonen findet HALLEZ eine fettig degenerierte centrale Masse, welche von einer Zellschicht umschlossen wird; die erstere hält er für das Umbildungsprodukt der fünf Entodermzellen (Nahrungsdotter), die zellige Darmwand leitet er aber von den vier Polzellen ab (S. 114—116, 120).

Aus diesen Mitteilungen läßt sich zunächst entnehmen, daß bei *Leptoplana* und *Eurylepta* keine Coelogastrula, sondern nur eine Sterrogastrula zur Entwicklung kommt. Dieser erste Unterschied von *Stylochopsis pilidium* hängt offenbar, wie in so vielen ähnlichen Fällen, damit zusammen, daß die erstgenannten Dendrocoelen, wie es für *Leptoplana* bereits KEFERSTEIN erkannte, einen nicht unbedeutenden Nahrungsdotter entwickeln, dessen Anlage, die centralen Teile des Entoderms, bereits die Stelle der Urdarmhöhle einnehmen. Übrigens bedingt weder ein Nahrungsdotter, noch die Unterdrückung

trische Anordnung, die Bildung der wimpernden Darmhöhle, des Mundes und Schlundes so unerheblich oder so unglaublich erschienen sind, daß sie eine Erwähnung nicht verdienten, oder ob dabei andere Gründe maßgebend waren. Jedenfalls halte ich alles, was ich über die Gliederung und Umbildung des Keimes der Dendrocoelen zuerst mitgeteilt habe, vollständig aufrecht und werde das, was darauf HALLEZ an abweichenden Ansichten vorbrachte, nicht etwa ebenfalls mit Stillschweigen übergehen, sondern als unbegründet und irrig nachweisen.

einer Urdarmhöhle überhaupt eine wesentliche Abänderung im Aufbaue des Embryo, sodaß die bezügliche Verschiedenheit der Dendrocoelen eine untergeordnete genannt werden darf. Weniger leicht dagegen lassen sich die Angaben von HALLEZ über die weitere Entwicklung des Entoderms mit meinen bezüglichen Beobachtungen in eine wenigstens allgemeine Übereinstimmung bringen. Bei einem solchem Versuche ist vor allem das von ihm thatsächlich Beobachtete von seinen Ansichten zu trennen, mit denen er die Lücken der Untersuchung auszufüllen suchte.

HALLEZ sieht die ursprünglichen Entodermzellen in drei Teile zerfallen: die centrale Hauptmasse, eine Zellschicht zwischen dieser und dem Ektoderm im Bereiche des aboralen Poles, endlich die vier kleinen unteren Polzellen. Von den letzteren sagt er: „Il ne m'a pas été possible de les suivre au delà du stade de la figure 42, parce que le Prostoma se ferme bientôt après“ (S. 114). Dagegen sieht er in den weiter vorgeschrittenen Larven „une masse centrale constituée par une substance albumineuse, transparente Cette masse centrale divisée en larges gouttes pressées les unes contre les autres est entourée par une membrane cellulaire.“ Und diese Thatsache genügt HALLEZ zu der Annahme, daß die zellige Darmwand ein Produkt der vier kleinen oralen Polzellen, die von ihr eingeschlossene, sich alsbald in einen Nahrungsdotter verwandelnde Masse aus den großen Entodermzellen hervorgegangen sei (S. 115, 116). Daran ist aber nur das allerletzte einigermaßen sicher; für die Abstammung der zelligen Darmwand, also eines eigentlichen Enteroderms, von den Polzellen fehlt aber auch der Schein einer Begründung, wogegen sie höchst unwahrscheinlich wird, sobald man überlegt, daß die gleichen Polzellen bei *Stylochopsis pilidium* ganz bestimmt nicht die ganze Auskleidung der Darmhöhle bilden. Neigt also die Wahrscheinlichkeit dahin, dass jene Darmwand von *Eurylepta* und *Leptoplana* kein selbständig angelegtes Enteroderm sei, sondern etwa aus der obersten Zellschicht des Entoderms abstamme, so schwebt auch die Deutung der letzteren als eines Mesoderms in der Luft. Und dies um so mehr, als die weitere Umbildung derselben Schicht überhaupt nicht nur einigermaßen bestimmt verfolgt werden konnte; denn bloß in dem von HALLEZ hervorgehobenen Umstande, daß die älteren Euryleptalarven bereits subepidermoidales Muskel- und Bindegewebe besitzen, kann doch unmöglich ein Nachweis dafür erblickt werden, daß diese Gewebe mit dem früheren vermeintlichen Mesoderm wirklich identisch sind, sich mit ihm völlig decken.

Nicht daß die Beobachtungen von HALLEZ überhaupt Lücken aufweisen, mindert so sehr ihre Brauchbarkeit, sondern daß diese Lücken in so unzu-

reichender, willkürlicher Weise auszufüllen versucht wurden. So bleibt, wenn wir seine Darstellung nur für sich allein betrachten, bloß eine vage Möglichkeit, daß das Entoderm der *Eurylepta* und *Leptoplana* in Nahrungsdotter, Entero- und Mesoderm zerfalle; wogegen es beim Vergleiche mit *Stylochopsis pilidium* wahrscheinlich wird, daß das vermeintliche Entero- und Mesoderm nur die letzten geweblichen Sonderungen eines einfachen Entoderms sind.

Eine Aufklärung aller dieser Verhältnisse bringt nun SELENKAS bereits erwähnte vorläufige Mitteilung, welche ebenfalls eine *Eurylepta* und die *Leptoplana tremellaris* behandelt (No. 16). In den Eiern beider Arten liegen um den aboralen Pol vier kleine Ektodermzellen, darunter vier große Blastomeren, welche SELENKA „Bildungszellen“ nennt. Von diesen letzteren sondern sich vier „Mesodermzellen“ unter das Ektoderm, und am oralen Pole vier sehr kleine „Entoderm- oder Pharyngealzellen“ ab; der centrale Rest der Bildungszellen wird zu „Dotterzellen“, welche der Auflösung in dem von ihnen ausgefüllten Darmraume anheimfallen. Alle diese Erzeugnisse der Bildungszellen werden vom Ektoderm umwachsen, wodurch eben eine Gastrula durch Epibolie zustande kommt. — Allerdings scheint aus diesen ersten Angaben SELENKAS eine große Übereinstimmung mit HALLEZ hervorzugehen; dennoch stellt sich die Sache ganz anders, sobald man sich weniger an die Namen als an die weiteren Beobachtungen SELENKAS hält.

Die unteren Polzellen bilden nämlich nach SELENKA nicht, wie HALLEZ glaubte, die ganze eigentliche Darmwand, sondern nur den Rüssel (daher Pharyngealzellen genannt); und das Mesoderm SELENKAS liefert alle übrigen nicht ektodermalen Gewebe und Organe in der Umgebung der mit dem Nahrungsdotter gefüllten Darmhöhle, kleidet also auch die letztere aus. Eine besondere Anlage für eine solche Auskleidung, d. h. ein Darmblatt oder Enteroderm, giebt es also bei den genannten Dendrocoelen eben so wenig, wie einen Keimteil, der die Aufgabe hätte, lediglich den Raum zwischen einem solchen Entoderm und dem Ektoderm mit den entsprechenden Geweben und Organen auszufüllen. Das Mesoderm und Entoderm (Pharyngealzellen) SELENKAS entstammen beide demselben ursprünglichen Keimteile, den vier „Bildungszellen“, welche in ihren Beziehungen zum Ektoderm sich als Homologa der vier ersten entodermalen Blastomeren von *Stylochopsis* nicht erkennen lassen. Jedes von beiden umschließt einen Teil des gesamten Darmraumes (eigentlicher Darm, Rüssel), kleidet ihn aus und bildet in seiner Umgebung das zugehörige Muskel- und Bindegewebe.*

* SELENKA scheint einen Nachdruck darauf zu legen, daß die Pharyngealzellen auch ein Epithel erzeugen, nämlich dasjenige des Rüssels. Doch auch darin würden sie vom

Es erscheinen daher dieses Meso- und Ektoderm nicht als zwei irgend wie grundsätzlich verschiedene Keimteile, sondern nur als die nach Masse ungleichen und durch die Dotterzellen oder den Nahrungsdotter zeitweilig getrennten Hälften eines gleichartigen Keimteiles. Und als solche entsprechen sie denn auch nach Ursprung, Lagebeziehungen und ihren letzten Erzeugnissen durchaus der einheitlichen Masse des Entoderms bei *Stylochopsis*, an welchem sogar die Andeutung einer ähnlichen Sonderung wie bei *Eurylepta* nicht fehlt, indem die oralen Polzellen, die unzweifelhaften Homologa der Pharyngealzellen, nach ihrer Lage an der Bildung des Rüssels ganz wesentlich beteiligt sein dürften.

Sachlich widerspricht also die Darstellung SELENKAS derjenigen von HALLEZ und stimmt mit der meinigen, die Entwicklung von *Eurylepta* und *Leptoplana* mit derjenigen von *Stylochopsis*, überein. Dies wird allerdings störend verdeckt durch die Verschiedenheit der von SELENKA und mir den einzelnen Keimteilen beigelegten Namen, was eine besondere Auseinandersetzung um so mehr verdient, als es auf eine, wie mir scheint, sehr wesentliche Verschiedenheit in der Begründung ontogenetischer Vergleiche überhaupt hindeutet, und ich über die dabei von mir befolgten Grundsätze keinen Zweifel lassen will.

SELENKA begründet seine Terminologie in der kurzen vorläufigen Mitteilung nicht näher; doch glaube ich nicht zu irren, wenn ich annehme, daß er aus der frühen, vollständig getrennten Absonderung des „Mesoderms“ und der „Entoderm- oder Pharyngealzellen“ von den „Dotterzellen“ die vollkommene Selbständigkeit eines jeden dieser Teile erschloß und sie daher mit jenen besonderen Namen belegte, ihre gemeinsame Grundlage aber mit der ganz indifferenten Bezeichnung „Bildungszellen“ versah. Dabei wurde offenbar die Bedeutung des Mesoderms nur aus seinen Erzeugnissen (Muskulatur, Reticulum) abgeleitet und folgerichtig die von diesen Geweben eingeschlossenen, anfangs von den Dotterzellen erfüllten und nach deren Auflösung als Magenblindsäcke fungierenden Räume als „Mesoderm-lücken“ bezeichnet. Daß SELENKA die Pharyngealzellen immerhin als Entoderm gelten läßt, rührt wohl daher, daß der aus ihnen hervorgehende Rüssel als unzweifelhafter Darmteil angesehen wird; dagegen käme den Dotterzellen der Name „Entoderm“ (HALLEZ) nicht mit Recht zu.

Mesoderm nicht verschieden sein, wenn dasselbe wirklich die Rüsseltasche, also auch deren Epithel bildete (SELENKA). Beiden Angaben widersprechen aber meinen Beobachtungen bei *Stylochopsis*, worauf ich im folgenden Abschnitte näher eingehe.

Um meinen Widerspruch gegen diese Auffassung zu begründen, bedarf es nicht weitausgreifender allgemeiner Betrachtungen, sondern genügt meiner Ansicht nach eine entsprechende Vergleichung der *Eurylepta cristata* mit meiner *Stylochopsis*; welche Vergleichung der Dendrocoelen unter sich übrigens allen weiteren Folgerungen notwendig vorauszugehen hat. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß, so lange man den aus bloß acht Blastomeren bestehenden Keim beider Gattungen vor sich hat, bei der von keiner Seite angezweifelte Homologie des beiderseitigen Ektoderms auch die Übereinstimmung der vier entodermalen Blastomeren von *Stylochopsis* mit den vier Bildungszellen von *Eurylepta* nicht zu verkennen ist. Selbst die Beziehungen der aus diesen beiden homologen Keimteilen hervorgehenden Bildungen zum Ektoderm sind im allgemeinen die gleichen, indem dieselben in beiden Dendrocoelen vom Ektoderm umwachsen, in dasselbe eingeschlossen werden. Darf nun der bezügliche Keimteil von *Stylochopsis* eben in Folge seiner Lagebeziehungen zum Ektoderm mit vollem Rechte als Entoderm bezeichnet werden, so kann der Umstand, daß der homologe Teil bei *Eurylepta*, die Bildungszellen SELENKAS, in der späteren Entwicklung abweicht, keinen Grund abgeben, ihm denselben Namen vorzuenthalten. Dabei stört nur die Gewohnheit, ein sekundäres Teilprodukt eines solchen primären Entoderms, nämlich die epitheliale Auskleidung des Darmraumes, ebenfalls Entoderm zu nennen. Dies erklärt sich daraus, daß dieser Ausdruck zuerst gerade für die fertige Darmauskleidung der Coelenteraten in Gebrauch gekommen war, welche allerdings häufig mit dem ganzen vom Ektoderm umschlossenen Keimteile identisch ist; in der Folge wurde dann derselbe Name „Entoderm“ für beide Bildungen, auch wenn sie sich nicht deckten, beibehalten. Diese Gewohnheit mußte in der Entwicklungsgeschichte notwendig zu manchen Mißverständnissen und endlich dahin führen, die grundlegenden genetischen Beziehungen des Entoderms gegenüber jenen rein anatomischen in den Hintergrund zu drängen, dasselbe nicht im Gegensatze zum Ektoderm, sondern als die Anlage eines bestimmten Darmteiles lediglich im Gegensatze zu den besonderen Anlagen anderer Organe und Gewebe zu suchen und zu erkennen. Um nun die Unzuträglichkeiten zu vermeiden, welche daraus für die vergleichende Entwicklungsgeschichte entstehen, habe ich schon seit Jahren die gesamte vom Ektoderm umschlossene Keimmasse allein als Entoderm, die sich davon absondernde Darmauskleidung als Darmblatt, oder wie ich es jetzt nenne, Entoderm, bezeichnet* (vgl. No. 34, S. 231, 232, 867, 873).

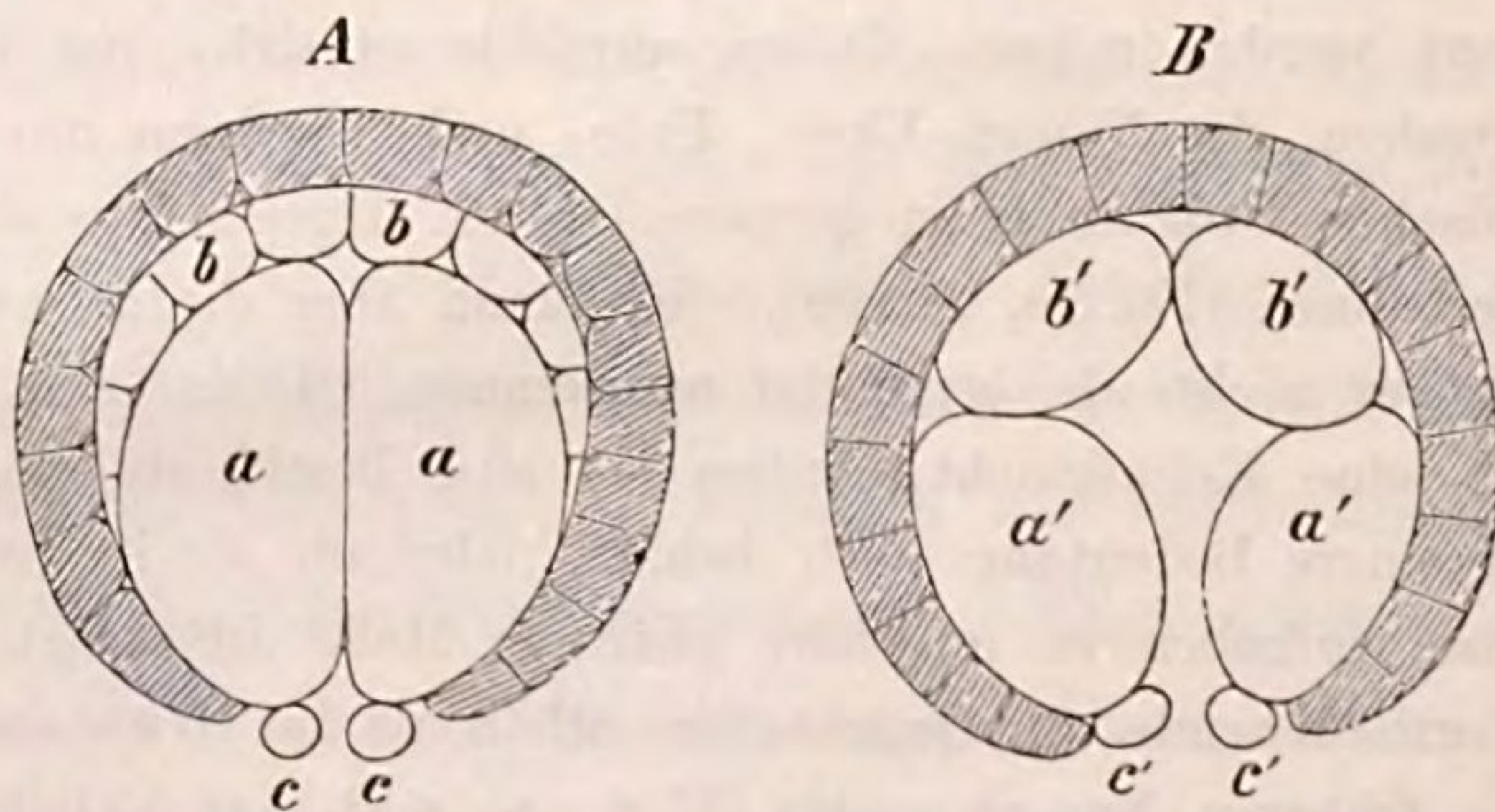
* Die Gebrüder HERTWIG haben gegen eine solche Terminologie eingewendet, daß dann konsequenterweise jeder Keimteil, nachdem sich eine besondere Anlage von ihm abge-

Offenbar soll nun SELENKAS Entoderm nur einem solchen Entoderm entsprechen, und kann folglich die Bezeichnung seiner vier Bildungszellen und der Gesamtheit ihrer Erzeugnisse als eigentliches Entoderm nicht beeinträchtigen.

Ist auf diese Weise die Anwesenheit des gleichen Entoderms in den Keimen der verschiedenen Dendrocoelen festgestellt, so sind deren Unterschiede in der weiteren Entwicklung jener Keimschicht zu suchen. Bei *Stylochopsis pilidium* bleibt ihre Einheit, wie wir sahen, gewahrt, bei den anderen Dendrocoelen zerfällt sie aber in drei scheinbar scharf gesonderte Teile, den Nahrungsdotter, das Meso- und Entoderm (Enteroderm) nach SELENKAS Auffassung. Ich setzte aber bereits auseinander, daß Teile, welche diese Namen verdienten, bei jenen Dendrocoelen gar nicht bestehen. Das vermeintliche Enteroderm entspricht seiner Bedeutung, die Darmauskleidung zu liefern, nur in unvollkommenster Weise, nämlich nur im Bereiche des Rüssels, wogegen es am übrigen Darne durch

löst habe, neu benannt werden müsse. Daher empfehle es sich, um allen bezeichneten Schwierigkeiten zu entgehen, die Namen Ekto-, Ento- und Mesoderm nur in der ursprünglichen, rein topographischen Bedeutung zu gebrauchen, sie dagegen aus der Entwicklungsgeschichte ganz zu verbannen (No. 36, S. 198). Ich kann aber die gefürchtete Konsequenz in ihrer Allgemeinheit gar nicht als berechtigt anerkennen. Denn es ist doch ein wesentlicher Unterschied, ob eine Keimschicht, indem sie eine bestimmte einzelne Organanlage absondert, ihre allgemeinere Bedeutung noch behält, oder ob sie in zwei neue Keimteile zerfällt, denen sie ihre Aufgaben in ungefähr gleichem Maße überträgt. Im ersten Falle erscheint sie als das Fortbestehende, die Organanlage allein als das Neuerzeugte, sodaß erstere mit vollem Rechte den früheren Namen weiter führt, so z. B. das Ektoderm nach der Absonderung eines Sinnesorgans u. ä. Im andern Falle kommt keinem der zwei Teilprodukte der primären Keimschicht das Erbe ihrer allgemeineren Bedeutung und folglich ihres Namens ausschließlichs zu, sodaß eine besondere Bezeichnung der neuen Teile allerdings, aber auch nur unter diesen Umständen, erforderlich ist. Nach dem Zerfalle eines ursprünglichen Entoderms in Mesoderm und Darmauskleidung würde also die letztere, auf Grund der in Rede stehenden Verhältnisse allein zur Fortführung des Namens Entoderm um so weniger geeignet erscheinen, als sie meistens das weniger indifferente von beiden Teilprodukten sein dürfte. — So wenig als mit dem eben besprochenen Einwande der Gebrüder HERTWIG kann ich mich mit ihrem Vorschlage einverstanden erklären. Einmal vermisste ich das Bedürfnis, am fertigen Organismus der Metazoen überhaupt die gesamte Körpermasse zwischen Oberhaut und Darmepithel (Ekto- und Entoderm aut.) mit einem besonderen Namen und zwar als Mesoderm zu bezeichnen; dies hat nur Sinn bei gewissen Coelenteraten, wo jene Masse mehr oder weniger gleichartig erscheint; welchen Vorteil aber bei Würmern, Glieder-, Weich- und Wirbeltieren, wo dieselbe Masse viele ganz heterogene Teile umfaßt? Ferner kann ich mich aber mit einer solchen Forderung um so weniger befreunden, als dadurch anatomische Begriffe im Widerspruche mit den genetischen Beziehungen der betreffenden Teile begründet werden sollen, beispielsweise das neue Mesoderm der Wirbeltiere auch das Hirn, Rückenmark, die Sinnesorgane u. s. w. umfassen soll. Auf diese Weise werden Entwicklungsgeschichte und Anatomie, statt daß sie nur die zwei bloß praktisch gesonderten Bearbeitungsweisen der einen Morphologie bedeuten, in zwei völlig getrennte Disciplinen auseinander gerissen.

das „Mesoderm“ vertreten wird. Allerdings soll dieser Darm nach SELENKA nur eine Mesodermmlücke sein; der Vergleich mit *Stylochopsis* widerlegt aber diese Auffassung, indem dort das Homologon jener Mesodermmlücke sich als die ursprüngliche Gastrulahöhle darstellt. Folglich sind die Elemente eines Enteroderms bei *Eurylepta* nur zum kleineren Teile in den Pharyngealzellen, wesentlich aber in dem angeblichen Mesoderm zu suchen, welches daher beides, ein eigentliches Mesoderm und ein Enteroderm ungesondert in sich vereinigt, d. h. als ein indifferentes Entoderm erscheint, genau so wie dasjenige, welches bei *Stylochopsis* dieselbe Stelle einnimmt (vergl. Holzschnitte A, B). Besitzt nun aber *Eurylepta* kein wirkliches Mesoderm, so kann dort auch von einem besonderen Enteroderm nicht gut die Rede sein; die Pharyngealzellen sind also weder ein solches, noch das Entoderm überhaupt, sondern, sowie die Polzellen der *Stylochopsis*, ebenfalls nur ein Teil des primären Entoderms.

A. *Leptoplana* nach HALLEZ.

- a. Nahrungsdotterzellen.
- b. Angebliches Mesoderm.
- c. Polzellen (Entoderm, Pharyngealzellen, SEL.)

B. *Stylochopsis*.

- a'. Mittlere
 - b'. Obere
 - c'. Polzellen, untere
- } Entodermzellen.

Diese Erörterung über die Terminologie hat nun aber allerdings die eigentliche, thatsächliche Differenz zwischen unseren Dendrocoelen nicht berührt, daß nämlich das Entoderm, welches bei *Stylochopsis* einheitlich bleibt, bei *Eurylepta* u. s. w. gleich anfangs in drei Teile zerfällt. Dies hängt nun, wie eine eingehende Vergleichung zeigt, wesentlich mit der Bildung des Nahrungsdotters zusammen. Sobald die vier ersten Entodermzellen von *Stylochopsis pilidium* unter dem aboralen Pole die Zellen der Darmhöhlendecke und am oralen Pole die unteren Polzellen abgegliedert haben, entsprechen die dadurch erzeugten drei Lagen des Entoderms vollkommen dem aboralen Entoderm (Mesoderm S.), den oralen Pharyngealzellen und den zwischen beiden befindlichen centralen Dotterzellen (Nahrungsdotter) der *Eurylepta* oder *Leptoplana* (vergl. die Holzschnitte). Weiterhin fungieren nun freilich die Homologa der

letzteren, die großen mittleren Entodermzellen der *Stylochopsis*, nicht als Nahrungsdotter, sondern fahren fort, als die „Stammzellen des Entoderms“ kleinere Entodermzellen abzugliedern, welche sich mit den aboralen und oralen zu einer einheitlichen Masse vermischen. Immerhin lassen sich in der ganzen Bildung der Stammzellen die Anfänge einer Entwicklung von Nahrungsdotterzellen nicht verkennen. Denn man braucht sich nur vorzustellen, daß die Ursachen, welche ihren Zerfall in kleinere Zellen und namentlich die Verwandlung ihrer Dottersubstanz in Protoplasma gegenüber den anderen Entodermzellen so sehr verzögern, von Anfang an noch intensiver wirkten, so hätten wir auch bei *Stylochopsis* zwischen den oberen und unteren entodermalen Zellen große dotterhaltige Entodermelemente, welche von den ersteren allmählich umwachsen würden und alsdann innerhalb eines mehr oder weniger fertigen Gewebes einen unverbrauchten Rest des Entoderms darstellten, dessen schließliche Auflösung ihn als Nahrungsdotter, und den von ihm eingenommenen Raum als Teile der Darmhöhle kennzeichnete. Dabei wäre es gleichgiltig, ob die ursprüngliche Darmhöhle daneben noch erhalten bliebe oder durch die excessiv vergrößerten Nahrungsdotterzellen verdrängt würde: denn dies fiel einfach mit dem Unterschiede einer Coelo- und Sterrogastrula zusammen. Es genügte also eine bloße Steigerung der im Entoderm von *Stylochopsis* bereits angelegten Sonderung, um genau die Verhältnisse von *Eurylepta* zu erhalten; und umgekehrt würde die Unterdrückung der Nahrungsdotterbildung bei *Eurylepta* die Zustände des Keimes von *Stylochopsis* wiederherstellen: die „Dotterzellen“ würden sich mit der aboralen Entodermis (Mesoderm S.) zu einem einheitlichen Keimteile verbinden, und die Pharyngealzellen nur als kleinere Elemente eben desselben erscheinen. Und selbst diese Größendifferenz der Entodermzellen kann als erster Anfang einer Nahrungsdotterbildung ganz fortfallend gedacht werden, und fehlt vielleicht manchen Dendrocoelen in der That, ohne daß dadurch die allgemeinen morphologischen Verhältnisse des Entoderms verändert würden.

Es sind demnach die verschiedenen Erscheinungen an dem Entoderm der Dendrocoelen lediglich als die Folgen verschiedener Entwicklungsstufen des Nahrungsdotters anzusehen, welcher aus der ganzen mittleren Region jenes Keimteiles hervorgeht. Wird diese Entwicklung nur angelegt, aber nicht vollendet (*Stylochopsis*), so sondert sich jene mittlere Region nur unvollkommen und vorübergehend von den beiden durch sie getrennten polaren Entodermis ab, sodaß eine wirkliche Dreiteilung nicht vorzuliegen scheint; kommt es aber zur Bildung eines wirklichen Nahrungsdotters aus den mittleren großen Entodermzellen (*Eurylepta*, *Leptoplana*), so springt die anfängliche Trennung der

beiden kleinzelligen polaren Schichten ganz besonders in die Augen, obgleich dieselben nach HALLEZ (No. 15, S. 115, 116, Pl. VIII, Fig. 13) im Umfange des Nahrungsdotters nicht später kontinuierlich zusammenfließen, als die homologen Teile von *Stylochopsis* im Umfange der Stammzellen. Jedenfalls spielt also die zeitweilige Continuitätstrennung der zwei Entodermhälften gewisser Dendrocoelen, sowie sie deren wesentliche Bedeutung nicht berührt, auch als Begleiterscheinung der Nahrungsdotterbildung nur eine ganz untergeordnete Rolle. Die Entwicklung des Nahrungsdotters selbst kann aber, indem sie bloß auf der Aussonderung eines für die eigentliche Keimbildung entbehrlichen Entodermrestes beruht, dieselbe nicht irgendwie eingreifend abändern.

Die bilaterale Symmetrie, welche ich bei den Embryonen von *Stylochopsis pilidium* so früh im Entoderm und in der Darmhöhle angelegt fand, scheint den anderen Dendrocoelen ebenfalls nicht ganz zu fehlen. HALLEZ kennt sie freilich nicht; aber schon KEFERSTEINS Abbildungen zeigen aus der Zeit, wann die Augen zuerst sichtbar werden, eine auffällige Symmetrie in der Anordnung der Nahrungsdotterzellen, und auch KEFERSTEIN selbst erwähnt „eine gewisse Regelmäßigkeit“ derselben (No. 10, S. 34). Endlich hat SELENKA bei *Eurylepta cristata* eine bilateral-symmetrische Bildung und Lagerung der vier ersten Blastomeren gefunden, welche gewiß zu jener ersteren Erscheinung, sowie zu den analogen Verhältnissen von *Stylochopsis* in nächster Beziehung stehen.

Endlich ist hier noch die Arbeit METSCHNIKOFFS über die Entwicklung der *Stylochopsis pontica* zu erwähnen, einer Art, welche durch ihre Larvenform und die Abwesenheit eines Nahrungsdotters mit meiner *Stylochopsis pilidium* übereinstimmt, wogegen sie nach METSCHNIKOFF in anderer Beziehung von derselben auffallend abweicht. In dem Referate über METSCHNIKOFFS Arbeit, welches, wie bemerkt, das Original ziemlich wortgetreu wiedergibt, heißt es: „Der Zerfall (des Eies) in zwei und vier Segmente erfolgt vermöge der Bildung von meridionalen Furchen, in acht Segmente dagegen durch Bildung einer dritten äquatorialen Furche. Durch fortgesetzte Furchung entstehen in der äquatorialen Zone kleinere Furchungselemente, an beiden Polen größere. Aus den ersteren geht das Ektoderm hervor, an dem einen Pole dagegen sondern sich von den vier großen Furchungskugeln vier kleine Zellen, ähnlich den Polzellen am Dipterenei; am anderen Pole bildet sich inmitten der großen vier Zellen eine Öffnung (Blastoporus), welche mit der anfangs verhältnismäßig kleinen Furchungshöhle kommuniziert. Die Zellen des Ektoderms umwachsen die großen polaren Zellen. Aus den letzteren gehen an dem dem Blastoporus entsprechenden Pole die Zellen des Entoderms hervor. Auf diese Weise ent-

steht ein Gebilde, welches mit der Gastrula „viel gemein hat“. Die erwähnten kleineren Zellen am entgegengesetzten Pole beteiligen sich an der Bildung des Ektoderms, über die Rolle der größeren hat dagegen Verf. nichts Näheres zu ermitteln vermocht.“ „Der Blastoporus schwindet später, die inneren Zellen vereinigen sich zu einer kompakten Masse; ihr Inhalt verfettet“; „durch Bildung einer Längsfurche teilt sich diese Masse in zwei symmetrische Hälften.... die verfetteten Zellen des Entoderms ordnen sich regelmässig zu einer die große Darmhöhle einschließenden Schicht an und bekommen Cilien“ (No. 12).

Dafs die Dotterteilung dieser Dendrocoele in derselben Weise wie in den anderen bekannten Fällen ungleichmässig beginne, wird nicht gesagt; doch folgt es aus dem angegebenen Gröfsenunterschiede der Blastomeren. Für die vergleichende Deutung der übrigen Beschreibung METSCHNIKOFFS bieten sich in Ermangelung von erläuternden Abbildungen (s. den angezogenen Jahresbericht No. 12, S. 76) und unzweideutigen Kennzeichen der einzelnen Teile zwei Möglichkeiten dar:

I. Der nach METSCHNIKOFF in das Blastocoeloma führende Blastoporus entspricht der von mir am aboralen Pole beschriebenen Öffnung des Ektoderms. Dann würden die am entgegengesetzten Pole erscheinenden vier kleinen Zellen den oralen Polzellen der übrigen Dendrocoelen entsprechen; dagegen könnten die jenen Blastoporus bildenden und über dem Blastocoeloma liegenden Zellen nicht von dem äquatorialen Ektoderm überwachsen werden und das Entoderm darstellen, sondern vielmehr die polaren Teile des ersteren, welche anfangs seine peripherischen (äquatorialen) Elemente an Gröfse überträfen. Unter dieser Voraussetzung wäre aber der Hinweis auf eine Gastrula mit Bezug auf die Bildungen des aboralen Poles verfehlt, der Blastoporus hätte mit einem Prostoma nichts gemein, und müsste ich auch die Beteiligung der oralen Polzellen an der Bildung des Ektoderms in Zweifel ziehen.

II. Man könnte aber auch die Orientierung des Keimes im entgegengesetzten Sinne annehmen: Der Blastoporus METSCHNIKOFFS wäre alsdann einer Lücke zwischen den vier großen Entodermzellen gleichzusetzen (sowie HALLEZ auch eine solche angiebt, Taf. IX, Fig. 29), und bezeichnete gerade den oralen Pol, in dessen Nähe sich das ektodermale Prostoma schließt. Damit stimmte dann auch die Deutung des Entoderms und selbst der Vergleich mit einer Gastrula, sobald die Höhle innerhalb des Entoderms nicht als „Furchungshöhle“ oder Blastocoeloma, sondern als Darmhöhle aufgefaßt würde. Nur bliebe alsdann die Beschreibung des entgegengesetzten aboralen Poles nicht recht verständlich: die Ektodermücke an demselben müfste nämlich so groß

angenommen werden, daß die inneren Entodermzellen frei zu Tage träten, das Ektoderm wirklich gürtelförmig erschiene; und die Ausfüllung dieser Lücke geschähe nicht bloß durch Zusammenziehung des Ektodermrandes, sondern unter Beteiligung von vier oberen entodermalen Polzellen, was ebenfalls eine seltsame Ausnahme wäre.

Wie man sieht, stoßen beide Interpretationen der Beschreibung METSCHNIKOFFS auf Schwierigkeiten, die selbst durch die Einsicht der Originalarbeit nicht gehoben werden könnten, weil derselben Abbildungen fehlen. Ich muß es daher aufgeben, die bezüglichen Angaben über die Bildung des Ekto- und Entoderms und die Gastrulabildung mit meiner Darstellung in Einklang zu bringen. Dagegen ergibt sich ein solcher für die weiteren Entwicklungsstufen wenigstens in soweit, als das kompakte Entoderm sich um eine wimpernde Darmhöhle symmetrisch anordnet. Ein Mesoderm wird von METSCHNIKOFF ebenfalls nicht erwähnt.

Die Untersuchungen eben desselben Forschers über die Entwicklung einer Süßwasserplanarie, der *Planaria polychroa*, beginnen leider mit einer so späten Entwicklungsstufe, daß eine Einsicht in die erste Bildung der primären Keimschichten nicht möglich ist. An dem „halbkugelförmigen“ Embryo unterscheidet aber METSCHNIKOFF ein aus flachen Zellen gebildetes, später wimperndes Ektoderm, ein Mesoderm von „zusammengeflossenem Protoplasma“, und darin eine kompakte Masse von Dotterzellen, das Entoderm. Obgleich das letztere keine Höhle einschließt, wird die umgebende Eiweißmasse durch einen besonderen Larvenschlund als Nahrung aufgenommen. — Diese unvollständigen Mitteilungen kann ich zu einer eingehenden Vergleichung nicht verwerten. Dennoch will es mir scheinen, als ob das angebliche Entoderm entweder nur ein Nahrungsdotter sei oder wenigstens zum Teil von der verschlungenen Eiweißmasse („Dotterzellen“ nach METSCHNIKOFF) herrühre. Daraus würde aber folgen, daß das vermeintliche Mesoderm später auch die Darmauskleidung liefere, oder mit anderen Worten ein ungesondertes Entoderm sei. Jedenfalls ist die Wahrscheinlichkeit größer, daß die von METSCHNIKOFF untersuchten Dendrocoelen sich in der Keimbildung ebenfalls an *Stylochopsis pilidium* anschließen, als daß sie wesentlich von derselben abweichen.

4. Das Ektoderm.

Sobald das Prostoma sich vollständig geschlossen hat, bedeckt sich die Oberfläche des Embryo mit einem dichten Wimperkleide, mit dessen Hilfe er

in der Dotterhaut rasch zu rotieren beginnt. Die Rotation wird in wechselnder Richtung ausgeführt und nur von kurzen Pausen unterbrochen. Die Ektodermzellen vermehren und verkleinern sich indess und verlieren alsbald die letzten Spuren der Dottersubstanz in ihrem Innern. Noch während der Embryo eine kugelige Gestalt besitzt, zeigt sich an ihm die erste Anlage eines Auges als ein kleiner Pigmentfleck, welcher, wie ich schon bemerkte, an der aboralen oder dorsalen Seite über der unpaaren Ektodermzelle und neben der Medianebene erscheint (Fig. 19, 20). Bald gesellt sich auf der anderen Seite und symmetrisch dazu ein zweiter Pigmentfleck (Fig. 23), und ausnahmsweise traf ich an den noch zu beschreibenden Larven einen dritten Fleck, welcher vor dem ersteren Paare in der Medianebene lag. Diese Pigmentanhäufungen schienen mir nicht, wie METSCHNIKOFF meint, im Ektoderm zu entstehen, sondern jede von ihnen in Form einer flachen Schüssel der Innenfläche einer Ektodermzelle anzuliegen, also eigentlich dem Entoderm anzugehören. Jene Ektodermzelle bläht sich aber alsbald auf, wird klar, stark lichtbrechend und ragt dann aus dem Ektoderm nach innen vor (Fig. 21, 22, 25); der lichtbrechende Körper des Auges wird also jedenfalls vom Ektoderm geliefert. Eine vollständige Ablösung desselben vom Ektoderm habe ich an meinen Larven nicht beobachten können.

Die unpaare Entodermzelle, welche anfangs unter den Augen dem Ektoderm eng anliegt, zerfällt schließlich in zwei Hälften, welche zu den am längsten ausdauernden Stammzellen gehören (Fig. 19—23). Sobald aber die Larven sich der Metamorphose nähern und die Stammzellen des Entoderms ganz allgemein bis auf kleine Reste verbraucht sind, befindet sich an jener Stelle unter den Augen eine rundliche, aber flache, helle Masse, welche ich für die Anlage des Hirns halte (Fig. 25). Diese Aufeinanderfolge der zwei genannten Bildungen an derselben Stelle mag die Ansicht hervorrufen, daß sie in genetischem Zusammenhange stehen, also das Hirn aus einem Teile des Entoderms hervorgehe, wie denn in der That HALLEZ das Hirn von *Leptoplana* mitten im „Mesoderm“ entstehen lässt, freilich ohne dafür bestimmte Beobachtungen anzuführen (No. 15, S. 117). Trotzdem halte ich es für gewiß, daß, wie es schon für andere Dendrocoelen von METSCHNIKOFF (No. 25, S. 55) und von SELENKA für *Eurylepta* auf das bestimmteste angegeben wurde, auch bei meinen *Stylochopsis*larven das Hirn im Bereiche der Augen und der dort befindlichen starken und langen Borste sich aus einer verdickten Ektodermpartie herauslöse. Es liegt also die Hirnanlage anfangs unzweifelhaft vor und über dem Darne und gelangt erst später durch eine eigentümliche Umlagerung unter dessen Niveau,

worauf ich im folgenden Abschnitte zurückkomme. Nur sei schon hier hervor-gehoben, daß das Hirn der *Stylochopsis pilidium* sich viel später bildet, als etwa, nach KEFERSTEINS Abbildungen zu schließen, dasjenige von *Leptoplana tremellaris*.

Von dem Prostoma habe ich gesagt, daß es sich vollständig schliesse; daraus folgt aber noch nicht, daß es alsdann spurlos verschwinde. Die von hinten nach vorn fortschreitende Nahtbildung des Prostoma vollzieht sich überhaupt nur bis gegen sein Vorderende, welches sich darauf konzentrisch zu einer runden, von radiär gestellten Zellen umgebenen Öffnung zusammenzieht (Fig. 14—17). Während diese durch die langsam fortgesetzte Zusammenziehung sich vollständig schließt, sinkt ihre nächste Umgebung grubenartig ein (Fig. 15), sodaß die Stelle, wo früher der Urmund sichtbar war, nunmehr im Grunde jener Grube zu suchen ist, über welcher im Innern des Embryo die Darmhöhle liegt. Obgleich nun das Ektoderm an jenem Grunde vollkommen geschlossen erscheint, so habe ich doch schon an ganz jungen Larven, wenn sie sich lebhaft streckten und zusammenzogen, einen kurzen und engen Verbindungskanal zwischen jenen beiden Räumen in der Mitte der Grube plötzlich erscheinen und wieder schwinden sehen (vergl. Fig. 21, 22, 24). Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß der geschlossene Urmund nicht wirklich verwächst, sondern vielmehr direkt in die an seiner Stelle später sichtbare Darmöffnung übergeht, was aber unmittelbar nicht zu erkennen ist. HALLEZ giebt für *Leptoplana* ebenfalls an, daß der „definitive Mund“ an Stelle des Urmundes entsteht, läßt es aber unentschieden, ob letzterer unmittelbar in jenen übergehe (No. 15, S. 114). Wegen des Mangels einer wirklichen Darmhöhle bei den Larven von *Leptoplana* halte ich aber die Fortdauer des Prostoma bei denselben für unwahrscheinlich. Auch unterscheiden sich beide Arten in der Entwicklung des Rüssels. Bei *Leptoplana* sproßt er nämlich, wie HALLEZ in Bestätigung von KEFERSTEIN angiebt (No. 15, S. 117), zuerst aus der Darmwand hervor und stülpt sich erst darauf das Ektoderm in seinem Umfange ein, um seine Scheide zu bilden; bei *Stylochopsis pilidium* dagegen sinkt das Ektoderm grubenförmig ein, bevor von einem vorstülpbaren Organe etwas zu bemerken ist, und erst viel später sah ich den Rand um die im Grunde der Vertiefung liegende kleine Öffnung sich aufwulsten, was ich wohl mit Recht auf den sich entwickelnden sogenannten Rüssel beziehen darf (Fig. 24). Auch in dem Referate über METSCHNIKOFFS Arbeit heißt es: „Am unteren Teile des Embryo entsteht eine Einstülpung (Speiseröhre)“ (No. 12). Offenbar meint er dieselbe Grube, welche ich beschrieb; nur möchte ich die Bezeichnung „Speiseröhre“ ebenso wie

die Namen „Rüsselscheide, Rüsseltasche“ u. s. w. für jene Einsenkung beanstanden. Nach ihrer Entwicklung entspricht sie durchaus dem Schlunde der Nematoden und Ameliden; wenn nun auch eine muskulöse Ringfalte der Verbindungsöffnung zwischen Schlund und Darm nicht nur in den ersteren vorragt, sondern auch aus ihm hervorgestreckt werden kann und daher den sehr verallgemeinerten, für sehr verschiedene Bildungen gebräuchlichen Namen „Rüssel“ tragen mag, so sollte doch mit Rücksicht auf die nicht außer Acht zu lassenden Homologien die Bezeichnung „Schlund“ für die den Rüssel umgebende Höhle beibehalten werden. Daraus ergibt sich ferner, daß der Name Mund nur für die äußere Öffnung des Schlundes (Fig. 22 *m*), aber nicht für die Rüsselöffnung (ebend. *x*) gebraucht werden kann, mithin das Prostoma, wenn es neben der Entwicklung eines ektodermalen Schlundes erhalten bleibt, nicht in den „definitiven Mund“, sondern in jene Rüsselöffnung, den Verbindungsgang zwischen Schlund und Darmkanal übergeht.

Ganz im Gegenteile giebt nun SELENKA für *Eurylepta* und *Leptoplana* an, daß das Prostoma sich gerade in den bleibenden Mund verwandele, die Rüsselscheide (Schlund) aber unter dem Ektoderm aus Mesodermzellen (Entoderm) gebildet werde. Da jedoch die Schlundeinstülpung des Ektoderms bei *Stylochopsis* ganz unzweifelhaft ist und für *Leptoplana* ebenfalls behauptet wird (HALLEZ), so halte ich es für wahrscheinlich, daß SELENKA diesen Vorgang übersehen hat, um so mehr, als bei den von ihm untersuchten Dendrocoelen die Rüsselbildung sehr früh erfolgt, also eine weite grubenartige Einstülpung verhindert und nur eine weniger auffallende Einfaltung des Ektoderms rund um den Rüssel zuläßt. Selbstredend bildet alsdann diese Ektodermfalte den epithelialen Überzug sowohl der Schlundwand wie des Rüssels, der also nur in seinen subepithelialen muskulösen und bindegewebigen Teilen von den Pharyngealzellen abzuleiten wäre.

5. Das Larvenstadium.

Wenn man die Lagebeziehungen der einzelnen Körperregionen unserer *Stylochopsis* durch die verschiedenen Entwicklungsstufen auch nur flüchtig verfolgt, so kann eine andauernde Verschiebung jener Beziehungen nicht unbemerkt bleiben. Der letzte Rest des offenen Prostoma liegt, wie erwähnt, vor dem oralen Pole oder der Mitte der Bauchseite und führt gerade in das Vorderende der Darmhöhle (Fig. 16, 18); die Schlundgrube, welche jene Öffnung in sich aufnimmt, entsteht aber bereits in der Mitte der oralen oder ventralen

Seite des ein wenig länglich gewordenen Embryo, dessen Augenflecke aber noch ziemlich genau darüber liegen (Fig. 20); an den Larven endlich sieht man den Schlund hinter jene Mitte rücken und nicht mehr in das Vorderende, sondern etwa in die Mitte der Darmhöhle münden (Fig. 22), während die Augen sich schon relativ weit davor befinden. Obgleich nun nicht zu läugnen ist, daß die wimpernden Embryonen und die Larven unter dem Deckglase die Teile des Ekto- und Entoderms in nicht geringem Maße an einander zu verschieben und so im einzelnen Falle über deren normale Lagebeziehungen zu täuschen vermögen, so kann doch die oben bezeichnete Lageveränderung durch solche Zufälle nicht erklärt werden, da ihre Anfangsstadien, so lange eine Beweglichkeit der Teile noch völlig fehlt, ebenso gewiß normale sind, als die Endstadien in den fertigen Zustand des Tieres übergehen. Jene Lageveränderung ist folglich eine während der Embryonalentwicklung regelmäßig eintretende und verlaufende Erscheinung. Um sie aber im Zusammenhange zu verstehen, muß man bis zu den ersten Umbildungen des Entoderms zurückgehen.

Die erste bilateral-symmetrische Anordnung des Entoderms verändert die Kugelgestalt des ganzen Embryo noch nicht, da die zwei parallelen Reihen der Entodermzellen sich kulissenartig zusammenschieben und durch eine konvexe Krümmung sich der Kugeloberfläche anpassen, wodurch eben die vorderste Entodermzelle gegen den aboralen Pol gehoben wird, wo auch das Augenpaar entsteht. Eine solche konvexe Krümmung der künftigen Bauchseite des Entoderms hat übrigens KEFERSTEIN an dem Nahrungsdotter eines etwas älteren Embryo von *Leptoplana tremellaris* sehr deutlich wiedergegeben (No. 10, Taf. III, Fig. 16); auch erinnert dieses Verhalten durchaus an den konvexen Keimstreif der *Hirudineen* und *Oligochaeten* und, wie ich in einer späteren Abhandlung zeigen werde, auch der *Polychaeten*, welcher Keimstreif erst infolge eines entsprechenden Wachstums der dorsalen Teile sich gerade streckt. Ähnlich verändert sich nun auch die konvexe ventrale Entodermmasse der Dendrocoelen. Ich erwähnte schon, dass das Gefüge ihrer anfangs eng gedrängten Zellen sich in dem Maße lockert, als sich kleinere Zellen von ihnen abgliedern; die dadurch bedingte Verlängerung der beiden seitlichen Reihen der Stammzellen wird nun aber dadurch ermöglicht, daß sich der gesamte vordere und obere Teil des Ektoderms nach vorn erweitert und geradezu kappenartig auswächst, sodaß auch die entsprechende Entodermmasse sich vor die Darmhöhle senken kann (Fig. 20, 21). Dabei wird aber die letztere, wie man noch an etwas älteren Stadien sehen kann, nicht direkt in Mitleidenschaft gezogen: sie erstreckt sich noch in der früheren Gestalt und Lage vom Grunde der Schlundgrube aus

retortenförmig nach hinten, während bloß der vor ihr liegende, präpharyngeale Körperabschnitt mächtig gewachsen und so die Schlundgrube hinter die Mitte der Bauchseite gedrängt ist. Zu gleicher Zeit sind auch die Augen mit dem Ektoderm, welchem sie anhängen, aus der Nähe des aboralen Poles vor- und abwärts gerückt, ohne jedoch das Niveau der Darmhöhle zu erreichen. In diesem zweiten Stadium der allgemeinen Lageveränderung der Körperteile (Fig. 21) sind also die Dendrocoelen noch immer mit den entsprechenden Entwicklungsstufen anderer Würmer (Nemertinen, Anneliden) vergleichbar, und entfernen sich von ihnen erst dadurch, daß die bezeichnete Massenverschiebung in derselben Richtung fortdauert und infolge dessen Darm, Augen und Hirn in ganz neue Lagebeziehungen geraten. Die Darmhöhle beteiligt sich nämlich alsdann an jener Verschiebung, indem sie sich von ihrer Schlundmündung aus nach vorn blindsackartig ausbuchtet, sodaß Schlund und Mund wie im fertigen Tiere nicht mehr am vorderen Darmende, sondern in gewisser Entfernung hinter ihm liegen (Fig. 22). Durch eben dieselbe Bewegung geraten aber auch die Augen in das Niveau der Darmhöhle und ganz vor dieselbe, sodaß auch das in ihrem Bereiche entstehende Hirn, dessen Anlage vorher in der Nähe des aboralen Poles zu suchen ist, endlich ebenfalls jene für die Augen angegebene Lage einnimmt (Fig. 25); und so versteht es sich, wie der vordere Darmzipfel zuletzt über das Hirn hinauswachsen kann und dieses mithin im fertigen Tiere die ventrale Lage erhält.

Mit dieser Umlagerung der ganzen Körpermasse des Embryo, sowie mit der Entstehung des Schlundes hängt bei *Stylochopsis pilidium* aufs innigste die Entwicklung ihrer eigentümlichen Larvenform zusammen. Wenn das ventrale Ektoderm sich eben zu einer flachen Grube eingesenkt hat, wird dieselbe auf beiden Seiten von einem sagittalen, vorn von einem queren, nach unten vorspringenden Walle eingefasst, und läuft nur rückwärts in eine Rinne zwischen den Enden der beiden Seitenwälle aus (Fig. 15, 19, 20). Während sie sich darauf vertieft, entsteht in ihrem nächsten Umfange, also an der Innenseite der genannten Wälle ein schärferer Rand, der spätere Mundrand, als Grenze der Schlundgrube gegen die übrige Bauchfläche (Fig. 21, 22, 24). Zugleich wachsen die beiden seitlichen Wälle zu sagittal gestellten halbkreisförmigen Lappen aus und bald darauf entwickelt sich auch der vordere Wall, nachdem die oben beschriebene Umlagerung die Bauchseite nach vorn merklich ausgedehnt hat, zu einem queren, schirmdachähnlichen Vorsprunge, dessen Rand jedoch nicht gerade abwärts, sondern etwas rückwärts gerichtet ist und jederseits ungefähr dort aufhört, wo der Seitenlappen anfängt. An den Rändern aller dieser

ventralen Anhänge ist das Ektoderm merklich verdickt und mit längeren Wimpern versehen; dasselbe gilt auch vom Scheitel der Larven, wo sich ein Wimperbusch auf einem schwachen Ektodermhöcker befindet. Dazu kommen noch zwei lange, weniger bewegliche Geißeln oder Borsten, die eine vor den Augen, die andere am hinteren Körperende.

Alle diese Bildungen entwickeln sich schon innerhalb der Eikapsel, wo die Lappen auf die Bauchfläche umgeschlagen sind (Fig. 24); sind die Larven aber ausgeschlüpft, so lassen sie ihre Anhänge in der angegebenen Weise hinabhängen. Alsdann zeigt es sich auch, daß der Seitenlappen rückwärts nicht an der Bauchseite, sondern am Rücken ausläuft. Ferner sind hier noch die Veränderungen der ursprünglich beinahe halbkugeligen Rückenseite zu erwähnen. Während der Vorderteil des Embryo sich kappenförmig vorwölbte, erhielt die hintere Rückenhälfte eine dachförmige Abplattung (Fig. 21), und nach der Ausbildung des ventralen Kopfschirmes erfährt auch die vordere Rückenhälfte eine ähnliche Umbildung, sodaß die Larve alsdann, von der Seite gesehen, durchaus das Bild eines *Pilidium*, der bekannten Nemertinenlarve mit dem vorragenden Scheitel, dem Kopfschirme und den hinabhängenden Seitenlappen gewährt (Fig. 22).

Diese Form ist als die normale zu betrachten, indem sie den ungestört kreisenden Larven zukommt. Aber schon die jüngsten unter ihnen verändern dieselbe sehr merklich, wenn sie unter dem Deckglase sich zusammenziehen und strecken. Bei der letzteren Bewegung sinkt der Scheitel ein und wölbt sich gerade der die Augen tragende Kopfteil stärker vor, sodaß die dort sitzende Geißel das Vorderende des verlängerten und etwas abgeflachten Körpers bezeichnet. Diese durch äußere Störung zeitweilig hervorgerufene Veränderung hat aber noch eine weitere Bedeutung. Obgleich die von mir gezüchteten Larven regelmäßig in der *Pilidium*-ähnlichen Form zu Grunde gingen, habe ich doch gelegentlich an den größten unter ihnen beobachten können, wie sie während des ungehinderten Schwimmens sich spontan in der angegebenen Weise, aber in viel höherem Grade streckten, sodaß die ventralen Lappen zu bloßen Säumen des verlängerten und abgeplatteten Körpers ausgezogen wurden, zwischen deren hinteren Enden ein besonderes Schwanzende des Körpers merklich hervortrat (Fig. 25). Diese mit einer Verlangsamung der Schwimmbewegung verbundene freiwillige Gestaltsveränderung wurde immer häufiger und für immer längere Zeit ausgeführt, sodaß ich darin, obwohl die Beobachtung leider nicht weiter reichte, den normalen Übergang aus der Larvenform in die bleibende

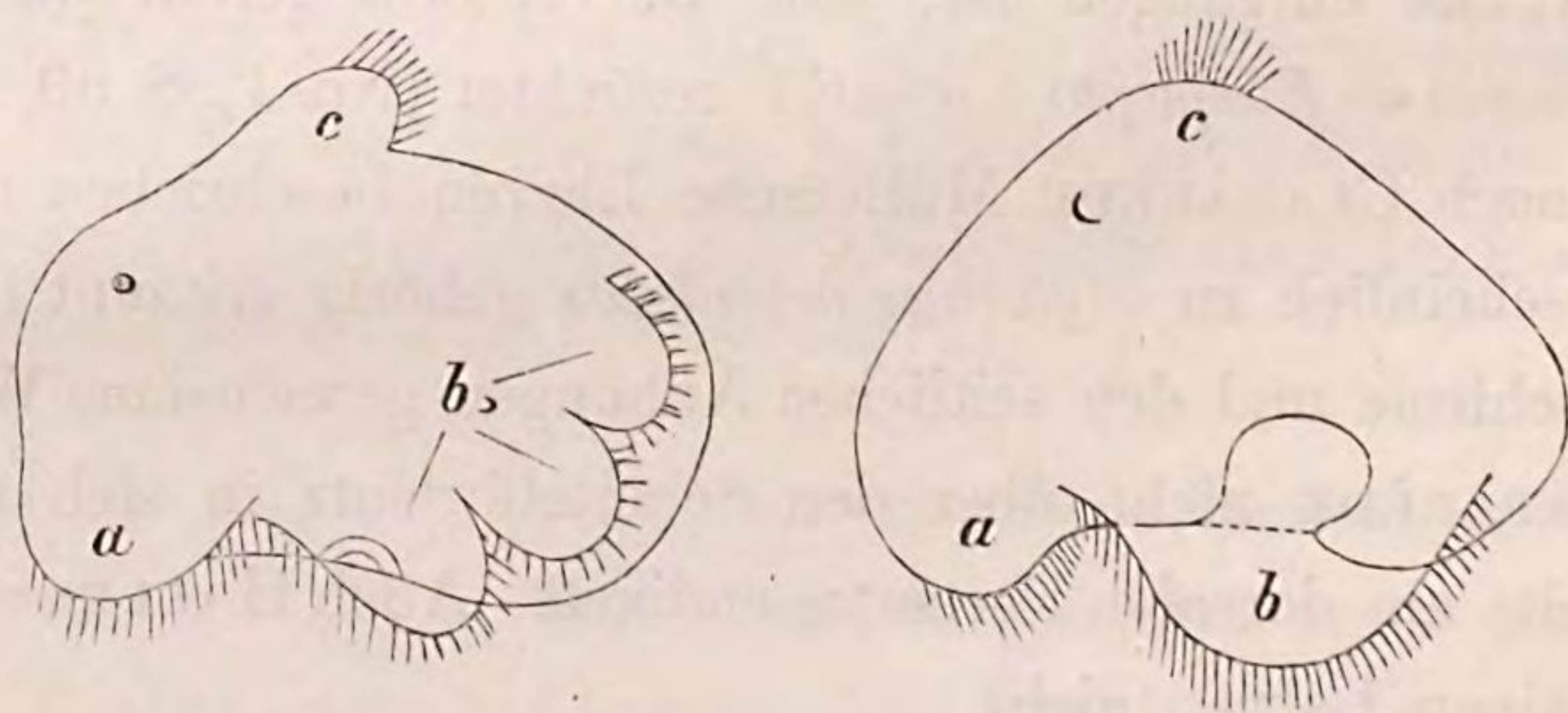
Gestalt, die unscheinbare Metamorphose unserer Dendrocoele zu erkennen mich berechtigt halte.

Die zuerst bekannt gewordenen Larven von marinen Dendrocoelen fand bekanntlich J. MÜLLER (No. 1). Ihr walzenförmiger Körper besaß vor dem mitten auf der Bauchfläche gelegenen Munde einen breiten, rückwärts gerichteten Schirm, ferner jederseits einen ventralen, einen marginalen und einen dorsalen fingerförmigen Fortsatz, endlich einen solchen unpaaren dicht hinter der Augengruppe; über alle zog eine kontinuierliche, in sich zurücklaufende Wimperschnur. In einem zweiten, ganz ähnlichen Falle konnte J. MÜLLER sogar die Gattung, zu welcher die Larve gehörte, bestimmen; es war *Stylochus* (No. 5).^{*} Freilich meint HALLEZ, daß er, indem er aus seinen *Eurylepten* Larven vom Müllerschen Typus züchtete, zum ersten Male den unzweifelhaften Beweis von der Zugehörigkeit solcher Larven zu den Dendrocoelen erbrachte (No. 15, S. 122); doch befindet er sich dabei im Irrtume, denn schon DALYELL hatte, was HALLEZ entgangen ist, jene Larvenform gerade auch von einer *Eurylepta* (*Planaria* = *Eurylepta cornuta*) gezüchtet (No. 4, S. 99, 100). Nach DALYELL hat noch CLAPARÈDE Müllersche Larven beschrieben und in einem Falle als wahrscheinlich zu *Stylochus maculatus* gehörig erkannt (No. 6, S. 22). Die dem Kopfschirme und den seitlichen Anhängen gemeinsame Wimperschnur sah jedoch CLAPARÈDE nicht über den Scheitelfortsatz in sich zurücklaufen, sondern jederseits am dorsalen Fortsatze endigen. Auch HALLEZ erwähnt jenen Umstand bei seinen Larven nicht.

Einen zweiten Typus pelagischer Dendrocoelenlarven hat zuerst GIRARD von seiner *Planocera elliptica* beschrieben (No. 2, 3). Diese Larven sollen einen vorderen queren und dahinter zwei seitliche Fortsätze besitzen, dürften also vielleicht im allgemeinen mit den *Stylochopsis*larven übereinstimmen. Denn auch METSCHNIKOFF beschreibt die Larven seiner *Stylochopsis*art in ähnlicher Weise: „Am vorderen Körperende entsteht die Oberlippe, nach unten und zu beiden Seiten der breiten Mundöffnung wachsen die beiden seitlichen Lippen hervor“ (No. 12). Daß nun die beiden Typen der Dendrocoelenlarven mit einander verwandt seien, ist schon von LEUCKART ausgesprochen worden (Jahresbericht, Archiv für Naturgeschichte XX. 2, S. 345); es ist aber nicht überflüssig, sich die Übereinstimmung im einzelnen zu vergegenwärtigen. Für den

^{*} Wenn MOSELEY und darauf HALLEZ (No. 15, S. 88) angeben, MÜLLER habe seine Larven zur Gattung *Thysanozoon* gestellt, so beruht das auf einem offenbaren Mißverständnisse; MÜLLER hat sich im Gegenteile gegen einen solchen Zusammenhang ausgesprochen (No. 1, S. 495) und das fragliche Genus im ersten Falle überhaupt nicht bestimmen können.

Kopfschirm ist dieselbe selbstverständlich, weniger hinsichtlich der fingerförmigen Anhänge der Müllerschen Larve und der Seitenlappen der *Stylochopsis*larven. Ich bemerkte bereits, daß die ersteren nicht insgesamt durch eine gemeinsame Wimperschnur verbunden sind, wie denn auch in J. MÜLLERS eigenen Abbildungen eine Unterbrechung jener Schnur am Rücken mehrfach zu sehen ist (No. 1, Fig. 2, 10); vielmehr beginnt die Wimperschnur der paarigen Fortsätze jederseits dicht am Kopfschirme und wohl im Zusammenhange mit dessen Wimperrande, und verläuft, abgesehen von den Schlingen, welche sie an den Fortsätzen bildet, neben dem Munde rückwärts und dann aufwärts, um hinten auf dem Rücken zu enden. Dieser Verlauf entspricht nun durchaus demjenigen der Seitenlappen der *Stylochopsis*larven, sodaß man sagen kann, diese Lappen seien bei *Stylochus* und *Eurylepta* bloß durch zwei Ausschnitte dreiteilig geworden (vergl. die Holzschnitte). Beim Vergleiche beider Larvenformen im Profil* ergibt sich ferner die Übereinstimmung des unpaaren dorsalen Fort-



Müllersche Larve.

Stylochopsislarve.

- a. Kopfschirm.
- b. Seitenlappen, -fortsätze.
- c. Scheitelfortsatz, -höcker.

satzes der einen mit dem Scheitelhöcker der anderen. Kurz, beide Formen repräsentieren im Grunde nur einen Typus, den man etwa so charakterisieren kann: durchweg bewimperte Larve mit stark konvexem Rücken und flacher Bauchseite, in deren Mitte der Mund liegt; ein lappiger Anhang quer vor dem letzteren (Kopfschirm), ein eben solcher oder mehre fingerförmige am Seitenrande, hinten auf den Rücken übergreifend diese Anhänge; von einer stärkeren Wimperschnur be-

* Leider giebt keiner der betreffenden Schriftsteller eine Profilansicht der jüngeren Müllerschen Larven; die bereits cylindrisch verlängerten Larven verlieren aber natürlich sehr an Ähnlichkeit mit der pilidiumartigen *Stylochopsis*larve. Ich war daher gezwungen, zum Vergleiche eine schematische Figur zu entwerfen, welche die Profilansicht von J. MÜLLERS Fig. 10 unter Berücksichtigung der analogen Ansichten viel älterer Larven nach HALLEZ wiedergiebt.

säumt, welche also die ganze Bauchseite und den hinteren Teil des Rückens umkreist; auf dem Scheitel ein Höcker oder Fortsatz mit einem Wimperbusche.

Hinsichtlich der Besonderheiten, welche dieser Typus bei den verschiedenen Dendrocoelen aufweist, möchte ich noch hinzufügen, daß *Stylochopsis* darin ein ursprünglicheres Verhalten andeutet als *Stylocheilus* und *Eurylepta*. Einmal dürfte überhaupt, solange nicht andere Gründe dagegen sprechen, der einfache Seitenlappen gegenüber dem mehrfach ausgebuchteten, und der Scheitelhöcker gegenüber dem an gleicher Stelle befindlichen langen Fortsatze den ursprünglicheren Zustand bezeichnen; zweitens läßt sich aber gerade die einfachere Larvenform von *Stylochopsis* auch noch bei anderen Würmern aus höheren Abteilungen (Nemertinen, Anneliden) wiedererkennen (s. w. u.), sodaß diese allgemeine Verbreitung als ein weiteres Zeugnis dafür angesehen werden kann, daß die betreffende Larvenform älter ist, als die isoliert stehende und von ihr ableitbare der zwei anderen Gattungen.

Da die mit den vergänglichen Larvenapparaten versehenen Jugendzustände der Dendrocoelen den wesentlichen und, soweit die sichere Kenntnis reicht, allen gemeinsamen Entwicklungsverlauf nicht abändern, so kann derselbe nunmehr übersichtlich zusammengestellt werden.

1. Die Dotterteilung der Dendrocoelen ist in der Regel eine ungleichmäßige, sodaß das kleinzellige aborale Ektoderm und das großzellige orale Entoderm sich frühzeitig sondern.

2. Das beide Teile trennende Blastocoeloma bleibt mehr oder weniger spaltförmig, sodaß der Keim sich zuerst in der Form einer Sterroblastula, und während der Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm als Sterrogastrula darstellt, welche nur bei *Stylochopsis* in eine Coelogastrula übergeht.

3. Dem entsprechend geht die Darmhöhle entweder direkt aus der Gastrulahöhle hervor (*Stylochopsis*), oder entsteht dadurch, daß der centrale Teil des Entoderms, welcher ihre Stelle vorläufig einnimmt, in einen Nahrungsdotter verwandelt und verzehrt wird (*Eurylepta*, *Leptoplana*, *Planeria*?); bei *Stylochopsis* und *Leptoplana* (No. 15, S. 115) ist sie anfangs rhabdocoel und erhält die Anhänge erst später.

4. Das Prostoma schließt sich und verwächst in einer ventralen Längsnaht von hinten her; sein Vorderende bleibt aber in einer allerdings völlig

zusammengezogenen Öffnung erhalten, welche in den Grund einer ektodermalen Schlundgrube zu liegen kommt und sich in die Rüsselöffnung verwandelt, während der definitive Mund aus dem zusammengezogenen Schlundrande entsteht. Eine wulstige Erhebung des Prostomarandes bildet den Rüssel.

5. Die bilaterale Symmetrie ist bei *Stylochopsis* in der zweiseitigen Anordnung des Entoderms und in der excentrischen Zusammenziehung des Prostoma schon während des Gastrulastadiums deutlich ausgesprochen, um sich weiterhin nicht mehr zu verlieren. Eine gleich frühe oder noch frühere Anlage derselben Anordnung deuten die vier ersten Blastomeren von *Eurylepta* und der Nahrungsdotter von *Leptoplana* an.

6. Ausser der Schlundgrube erzeugt das Ektoderm noch das Hirn und die nicht pigmentierten Teile der Augen aus seinem vorderen, oberen Abschnitte, und wird darauf zur Oberhaut. — Das Entoderm erscheint dadurch, daß seine mittleren Zellen größer sind, als die polaren, in drei Lagen gesondert; diese Sonderung verliert sich aber entweder alsbald völlig (*Stylochopsis*) oder beschränkt sich auf die Verwandlung der mittleren Lage in den Nahrungsdotter, während die gewebebildenden polaren Teile um denselben wieder zu einem einheitlichen Entoderm zusammenfließen, welches bei allen Dendrocoelen, ohne in Meso- und Entoderm zu zerfallen, unmittelbar in die wimpernde Darmauskleidung und die umgebenden Gewebe übergeht.

7. *Stylochopsis*, *Stylocheilus* und *Eurylepta* entwickeln eine besondere Larvenform, indem die allgemeine Bewimperung des Körpers auf dem Scheitelhöcker oder -fortsatze, dem ventralen Kopfschirme und den seitlichen Anhängen stärker hervortritt. Die letzteren erscheinen bei *Stylochopsis* als zwei halbkreisförmige Lappen, bei den zwei anderen Gattungen als drei Paare fingerförmiger Fortsätze. Die sie besäumende Wimperschnur umkreist die ganze Bauchseite und das hintere Körperende.

6. Vergleich der Entwicklung der Dendrocoelen und der übrigen Turbellarien.

Die einzigen Mitteilungen über die Entwicklung von Rhabdocoelen, welche hier angezogen werden könnten, wären diejenigen von SALENSKY über *Enterostomum*, welche mir leider nur im Referate bekannt geworden sind (No. 32), und die Bemerkungen von HALLEZ über *Mesostomum* und *Prostomum* (No. 15,

S. 133, 134). Nach beiden Beobachtern zeigen die Rhabdocoelen eine ähnliche Dotterteilung und Sterrogastrula wie die Dendrocoelen; nach SALENSKY soll aber bei *Enterostomum* ein Mesoderm vom Ektoderm abstammen, — eine Behauptung, welche in Ermangelung jeder weiteren Erläuterung zu einer vergleichenden Kritik nicht geeignet ist, weshalb ich auf das Folgende verweise, wo ganz ebenso lautende Angaben über andere Turbellarien einer näheren Prüfung unterzogen werden.

Ungleich häufiger und umfassender als an Dendro- und Rhabdocoelen sind embryologische Untersuchungen an Nemertinen angestellt worden, von denen jedoch nur diejenigen, welche die Embryonalentwicklung eingehender und mit Berücksichtigung der Keimschichtung behandeln, zu der hier beabsichtigten Vergleichung sich eignen. Auch ist es notwendig, bevor man eine solche zwischen Dendrocoelen und Nemertinen unternimmt, erst die vielfach abweichenden Darstellungen über die Entwicklung der letzteren unter sich in Einklang zu bringen; und dabei empfiehlt sich eine weitere Einteilung des Stoffes, indem jene Entwicklung bekanntlich zum Teil direkt (alle *Enopla*, einige *Anopla*), zum Teil mit einer eigentümlichen Larvenmetamorphose verläuft (die meisten *Anopla*).

Die Nemertinen mit direkter Entwicklung.

Das Ei von *Amphiporus lactifloreus* JOHNST. verwandelt sich nach BARROIS durch eine anscheinend gleichmäßige Dotterteilung in eine Coeloblastula, deren Wand von einer einfachen Schicht so langer, radiär gestellter Zellen gebildet wird, dass das Blastocoeloma verschwindend klein ist (No. 29, S. 112, 115). Die inneren Enden dieser Zellen füllen sich darauf mit Deutoplasma und fließen untereinander zu einer kontinuierlichen, homogenen und viskösen Masse zusammen, welches anfangs noch mit den kernhaltigen und deutlich gesonderten äußeren Zellenhälften zusammenhängt, aber nach innen das Blastocoeloma verdrängt. Diesen Zustand nennt BARROIS eine Perigastrula (S. 116, 117). Darauf trennt sich die völlig unorganisierte Innenmasse von den kernhaltigen äußeren Zellenhälften und wird zum Mesoderm (S. 119, 120, 146); ein Teil jener Zellschicht stülpt sich aber als Entoderm in das Mesoderm ein (Coelogastrula). Indem jedoch die durch diese Einstülpung entstandene Höhle in kurzer Zeit verwächst und das zellige Entoderm im Mesoderm sich vollständig auflöst, besteht der Embryo wieder aus einer äußeren Zellenblase, Ektoderm, und einer völlig homogenen, durchsichtigen und halbflüssigen Innenmasse, worin Meso- und Entoderm ungesondert enthalten sind (S. 112, 113,

118—121, 147). Die weitere Entwicklung dieser Masse bestehe darin, daß sich in der Mitte kleine Fettkörperchen zu einem länglichen Haufen ansammeln, welcher immer schärfer von der noch hellen äußeren Umgebung sich abhebt und zum Entoderm wird, welches auf diese Weise sich wieder vom Mesoderm trenne. Endlich wird auch letzteres wieder zellig, indem in der Grundsubstanz Kerne auftreten, um welche sich die Zellen bilden (S. 112, 126).

Amphiporus splendidus KEF. und *Tetrastemma candidum* O. FR. M. sollen nach BARROIS, obwohl er sie nicht genau untersuchte, eine gleiche Entwicklung haben wie *A. lactifloreus* (S. 138, 140), und *Polia carcinophila* (*Nemertes c.* KÖLL.) sich von ihnen möglicherweise nur darin entfernen, daß die inneren Enden der Blastulazellen noch vor ihrer Ablösung und Verschmelzung sich in Muskeln zu verwandeln beginnen (S. 161). Bei *Tetrastemma dorsale* ABILDG. dagegen wurde nach der Dotterteilung eine Gastrulaeinstülpung bestimmt vermist, und der Embryo aus einer äußeren Zellschicht und einer inneren ebenfalls zelligen Masse zusammengesetzt gefunden, welche letztere erst nachträglich in ein Entoderm und Mesoderm zerfalle (S. 156, 157, 167, 173).

HOFFMANN hat ebenfalls *Tetrastemma varicolor* OERST. (= *T. candidum*) untersucht (No. 30), ist aber dabei, indem er gerade die Embryonalstadien an Durchschnitten verfolgte, zu ganz anderen Ergebnissen gelangt als BARROIS. Aus der gleichmäßigen Zerklüftung des Dotters geht ein durchweg aus Zellen zusammengesetzter Embryo hervor, der an der ganzen Oberfläche bewimpert, vorn einen langen Geißelbusch, hinten zwei Borsten trägt. Seine Zellenmasse ist anfangs in eine einfache Außenschicht (Ektoderm) und eine kompakte Innenmasse (Entoderm) geschieden; die letztere sondert sich aber weiterhin in ein aus radiären Zellen gebildetes Mesoderm und ein ihm innen anliegendes plattzelliges Enteroderm, welches den breiig aufgelösten Rest des Entoderms als Nahrungsdotter einschließt. — Ähnliches beobachtete HOFFMANN bei *Malacobdella*, nur wird dort die Sonderung von Ekto- und Entoderm durch eine sich ständig erweiternde Spalte, also ein nachträglich entstehendes Blastocoeloma vervollständigt, und das Mesoderm kommt so zu stande, daß sich einzelne Zellen vom Entoderm ablösen, in jenen Zwischenraum eindringen und dort sich zu einem Zellennetze verbinden.

Unter den obigen, einander so sehr widersprechenden Darstellungen befinden sich zunächst zwei, welche dasselbe Objekt, *Tetrastemma candidum*, betreffen. Von diesen verdient diejenige von HOFFMANN unbedingt das größere Zutrauen, sowohl wegen der Vollständigkeit der untersuchten Entwicklungsstufen, als auch wegen der angewandten Untersuchungsmethode. BARROIS hat

ja die Übereinstimmung der jüngsten Entwicklungsstufen von *Tetrastemma candidum* und *Amphiporus lactifloreus* mehr vorausgesetzt als beobachtet; und insoweit er bei dem nächstverwandten *T. dorsale* auf den Gegenstand näher einging, fand er ebenfalls die erste Sonderung des Keimes in Ekto- und Entoderm, und des letzteren in Mesoderm und centrale Darmmasse, an welcher er allerdings Enteroderm und Nahrungsdotter nicht zu trennen wußte. Berücksichtigt man endlich, daß auch METSCHNIKOFF den Embryo eines *Tetrastemma* durchweg aus einer zweischichtigen Zellenmasse ohne Darmhöhle zusammengesetzt fand (No. 25, S. 51), so kann die relativ ausführlichste Beschreibung HOFFMANNs als für das ganze Genus *Tetrastemma* maßgebend angesehen werden. Übereinstimmend damit entwickelt sich aber auch *Malacobdella*, sodaß von diesen beiden Gattungen sicher behauptet werden kann, daß ihre Keimschichtung mit der Sonderung eines peripherischen Ektoderms und eines soliden centralen Entoderms beginnt, und daß letzteres darauf in die konzentrischen Schichten des Mesoderms, Ekteroderms und Nahrungsdotters zerfällt. Und mit großer Wahrscheinlichkeit kann auch *Polia carcinophila* den genannten Gattungen angereiht werden. Denn das einzige von BARROIS beobachtete und gezeichnete jüngere Stadium dieser Nemertine zeigt zwei konzentrische Schichten radiär gestellter Zellen um eine hellere, aber dunkel umsäumte Centralmasse; ein Bild, welches weit eher eine Auslegung im Sinne der HOFFMANNschen Darstellung, als die nichts weniger als natürliche Vermutung BARROIS (s. o.) gestattet, welche übrigens ohne Kenntnis der gleichzeitig erschienenen Arbeit HOFFMANNs entstand und ihre Begründung lediglich aus der, wie ich gleich zeigen werde, unhaltbaren Auffassung BARROIS' über die Entwicklungsvorgänge bei *Amphiporus lactifloreus* schöpfte.

Bezüglich dieser Auffassung hat es die Kritik weit mehr mit den sehr gewagten Deutungen als den eigentlichen Beobachtungen zu thun. Als das ursprüngliche Mesoderm bezeichnet BARROIS eine unorganisierte homogene Masse, welche weder Zellen zu ihrer Grundlage hat, noch unmittelbar in die mesodermalen Gewebsteile übergeht; genetisch verhält sie sich vielmehr ähnlich wie eine Zellenabsonderung und soll zudem erst nach einer vollständigen Fusion mit dem eingestülpten Entoderm (Enteroderm) die definitiven Gewebszellen von Grund aus neu erzeugen. Auf Grund solcher Thatsachen wäre aber jene Masse gerade alles eher als eine Keimschicht, worunter eben ganz allgemein eine Zellenmasse verstanden wird, mögen nun deren Elemente mit einander verschmolzen sein oder nicht. Es läßt sich aber auch nicht annehmen, daß BARROIS die zellige Zusammensetzung seines primären Mesoderms übersehen

hätte und dieses folglich wenigstens die Bezeichnung einer Keimschicht verdiente; denn nicht nur die Beschreibung, sondern auch die Abbildungen BARROIS' widersprechen ganz bestimmt der Voraussetzung, daß die Keimblasenwand sich durch Teilung ihrer Zellen in zwei konzentrische Zellschichten spaltete. Thatsächlich läßt sich somit dieser Darstellung nur entnehmen, dass die Coeloblastula von *Amphiporus lactifloreus* anfangs eine nur kleine Keimhöhle einschließt, welche aber in dem Maße wächst und sich mit einer viskösen Masse füllt, als die zellige Keimblasenwand dünner wird; in welcher Weise auch die Zellen an der Entstehung jener Masse beteiligt sein mögen, jedenfalls läßt sich darin der Inhalt einer vergrößerten Keimhöhle nicht verkennen. Die beste Stütze dieser Auffassung sind die gleichen Befunde bei solchen Nemertinen, welche ebenso wie *Amphiporus* eine Coeloblastula und -gastrula aufweisen, nämlich *Lineus gessnerensis* nach BARROIS selbst und die Pilidium-bildende *Nemertes* (= *Lineus* MAC INTOSH) nach METSCHNIKOFF, warüber der nächste Abschnitt das Nähere bringt. Wenn wir uns also genau an die wirklichen Beobachtungen von BARROIS halten, so ist vor der Einstülpung des Entoderms im Blastocoeloma weder überhaupt eine Keimschicht, noch gar ein Mesoderm vorhanden; und da nach jener Einstülpung eine Beteiligung des Ektoderms an den von ihm eingeschlossenen zelligen Keimteilen überhaupt nicht in Frage kommt, so ist eben das Entoderm die einzige Grundlage derselben. Daß es aber seine Zellen nebst Kernen zuerst völlig auflöst, damit in dieser homogenen Masse die Organe erst durch „Fettkügelchen“ angelegt würden und alsdann Kerne und Zellen produzierten, — dies scheint mir einer besonderen Widerlegung nicht zu bedürfen. Denn mit den negativen Befunden einiger unvollkommenen Beobachtungen läßt sich die gesamte Zellentheorie nicht ohne weiteres untergraben! Ich konstatiere also, daß das eingestülpte Entoderm von *Amphiporus lactifloreus* in gleicher Weise, wie dies schon von anderen Nemertinen beschrieben wurde, nicht nur die Darmanlage (Entoderm und Nahrungsdotter), sondern auch alle mesodermalen Bildungen erzeugt.

Aus der Entwicklungsgeschichte derselben Nemertine habe ich noch nachzutragen, daß das Prostoma sich dort allerdings schließt, aber „ne laissant apparaître a l'exterieur qu'un point sombre, qui deviendra la bouche du Némerterte futur“ (No. 29, S. 113).

Nach dem Gesagten läßt sich für *Amphiporus lactifloreus* folgender embryonale Entwicklungsgang feststellen. 1. Es findet scheinbar eine gleichmäßige Dotterteilung statt, woraus 2. eine dickwandige Coeloblastula hervorgeht.

3. Dieselbe stülpt sich an der Stelle, wo später der Mund liegt, zu einer Coelogastrula ein. 4. Das eingestülpte Entoderm zerfällt unter Schwund der Urdarmhöhle in ein Mesoderm, Enteroderm und einen Nahrungsdotter. 5. Die frühzeitige Lagebestimmung des Mundes lehrt, daß die Gastrula einseitig in einer Kreuzaxe, d. h. rechtwinkelig zu der den oralen und aboralen Pol verbindenden Scheitelaxe auswächst.

Eine gleiche Dotterteilung und dieselben genetischen Beziehungen der sekundären Keimschichten zu einander (Pkt. 1 und 4) sind auch, wie ich eben ausführte, für *Tetrastemma*, *Malacobdella* und *Polia* nachweisbar. Nur ist dort die Sonderung von Ekto- und Entoderm auf dem Wege einer Gastrulabildung (Pkt. 3) noch nicht allgemein und überzeugend nachgewiesen worden: so nimmt BARROIS eine solche für *Tetrastemma candidum* an, wo sie HOFFMANN vermißt. Dies dürfte sich aber daraus erklären, daß, sobald an einer Sterroblastula, wie sie ja jenen Gattungen zukommt, die Größenunterschiede der Keimzellen an beiden Polen unscheinbar werden, die Entwicklung einer Sterrogastrula sich der Beobachtung leicht entziehen kann. Angesichts der sehr großen Verbreitung unzweifelhafter Gastrulaformen bei den Nemertinen ist es daher wahrscheinlicher, daß auch bei den zuletzt genannten Gattungen, wie es BARROIS wenigstens für *Tetrastemma cand.* angiebt, eine nicht leicht kenntliche Sterrogastrula besteht, als daß dieselben allein einem noch nirgends evident nachgewiesenen Typus folgten und die beiden primären Keimschichten durch eine sogenannte Delamination entstehen ließen. Bei der wesentlichen Übereinstimmung der dichten und hohlen Formen einer Blastula und Gastrula ist daher ein nennenswerter Unterschied in der Embryonalentwicklung von *Tetrastemma*, *Malacobdella*, *Polia* und *Amphiporus* nicht zu verzeichnen.

Die Entwicklung einzelner Organe bei diesen Würmern werde ich erst später zur Sprache bringen.

Die Nemertinen mit Larvenmetamorphose.

Bekanntlich sind gerade diese von allen Nemertinen zuerst Gegenstand der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung gewesen, und wurden dabei gleich zu Anfang zwei anscheinend verschiedene Larvenformen der betreffenden *Anopla* beschrieben, nämlich diejenigen vom DESORSchen Typus und die von J. MÜLLER entdeckten *Pilidien*, deren innige Verwandtschaft nachgewiesen zu haben BARROIS' nicht zu unterschätzendes Verdienst ist. Ich will die Entwicklung der *Pilidien* zuerst erörtern; da hier aber nicht der Platz ist, die

interessante Geschichte der bezüglichen Untersuchungen chronologisch darzulegen, so werde ich mich lediglich an den sachlichen Zusammenhang und die wichtigsten Mitteilungen halten.

METSCHNIKOFF veröffentlichte zuerst die Entwicklungsgeschichte eines Pilidium vom Ei an (No. 25). Die betreffende Nemertine gehörte zur KEFERSTEINSchen Gattung *Nemertes* = *Lineus* MAC INTOSH und dürfte mit dem *L. lacteus* MONT. zusammenfallen. Ich führe dies an, weil eine andere Species derselben Gattung, *L. gesserensis*, die typischen DESORSchen Larven erzeugt. Die Eier der *L. lacteus* erfahren eine Zerklüftung in lauter radiär gestellte Zellen, deren Enden anfangs im Centrum zusammenstoßen, dann aber auseinanderweichend ein sich schnell vergrößerndes Blastocoeloma entstehen lassen. In diesem Zustande einer Coeloblastula bedecken sich die Embryonen mit Wimpern und verlassen ihre Dotterhaut. Von einer Ungleichheit der Zellen erfahren wir nichts, sondern nur, daß eine Seite der Blastula sich abplattet und darauf einstülpt. An der Abbildung einer solchen Coelogastrula (No. 25, Fig. 4) zeigt sich aber das eingestülpte Entoderm um das Mehrfache dicker als das Ektoderm, sodaß die Annahme gerechtfertigt ist, daß eine solche Verschiedenheit schon vor der Bildung der Gastrula bestand und dieselbe gerade veranlaßte. An derselben Abbildung zeigt sich noch ein anderes bemerkenswertes Verhältniß: die Axe der offenbar eben erst entstandenen Entodermeinstülpung oder der Darmhöhle fällt nicht mit der Scheitelaxe zusammen, sondern weicht nach einer Seite von ihr ab. Die Gastrula ist also von anfang an bilateral-symmetrisch gebaut, wie ich dies für die ähnliche Gastrula von *Stylochopsis* ausführlicher darlegte. Während alsdann am aboralen Pole ein Wimperbusch, zu beiden Seiten des Prostoma ein rundlicher Lappen hervorwächst, dessen Rand auf dem verdickten Ektoderm bereits längere Wimpern trägt, wird die bilaterale Symmetrie des ebenfalls wimpernden Darms noch auffälliger, indem sich der Blindsack (Magen) nach hinten überlegt und gegen den Anfangsteil (Schlund) durch eine Einschnürung abgrenzt. Mit dieser bereits unverkennbaren Pilidiumform schließt die von METSCHNIKOFF verfolgte Entwicklungsgeschichte von *L. lacteus* ab. Bevor ich jedoch über die weitere Umbildung der Pilidien berichte, muß ich noch eine Bildung erwähnen, welche offenbar jener ersten Periode angehört, obgleich sie erst an älteren Larven bemerkt wurde.

Schon an solchen Pilidien, bei denen die bekannten Ektodermeinstülpungen eben angelegt waren, sah BÜTSCHLI dem Raum zwischen dem Ektoderm und der Darmwand oder das Blastocoeloma von spindelförmigen oder ver-

ästelten Zellen durchsetzt, welche sich an verschiedenen Stellen zu Strängen verbinden und als kontraktile Elemente erweisen (No. 27, S. 278). Unzweifelhaft haben sie die Bedeutung eines Mesoderms; doch fehlt zur Zeit noch ein direkter Nachweis über den Ursprung dieses bisher sehr vernachlässigten Keimteles. Immerhin kann behauptet werden, daß dieses Mesoderm nicht von den Ektodermeinstülpungen abstamme, da es sich zu derselben Zeit, wann die letzteren als winzige Grübchen eben erst angelegt sind, bereits vollständig organisiert zeigt. Dagegen fällt der Umstand ins Gewicht, daß in allen jenen Fällen, wo das Mesoderm anderer Nemertinen näher verfolgt werden konnte, das Entoderm sich als Ursprungsstätte desselben erwies. Es ist daher ein wohlberechtigter Schluß, daß das bezeichnete Mesoderm der Pilidien mit größter Wahrscheinlichkeit ebenfalls vom Entoderm abstammt. Die Darmwand wäre also nach dem Erscheinen des Mesoderms als Enteroderm aufzufassen.

Außer den mitgeteilten Untersuchungen METSCHNIKOFFS sind alle übrigen, die Entwicklung der Pilidien betreffenden Beobachtungen an bereits pelagisch lebenden Individuen angestellt, von denen die jüngsten sich übrigens ziemlich eng an die ältesten, von METSCHNIKOFF gezüchteten anschließen. Immerhin erklärt es sich aus jenem Umstande, daß es bisher nur selten gelang, die bekannt gewordenen verschiedenen Arten von Pilidien in die zugehörigen Nemertinegattungen und -arten einzureihen. Außer dem schon genannten *Lineus lacteus* kennt man nur noch eine Pilidium-bildende Gattung, *Micrura* = *Alardus caudatus* BUSCH (No. 22, S. 298); ob deren verschiedene Arten sämtlich den Pilidiumzustand durchlaufen, oder nur die *M. fasciolata* MAC INTOSH, und daneben noch andere *Anopla* die gleiche Entwicklung haben, ist übrigens für unsere Betrachtung zunächst gleichgiltig.

Die jüngsten der bisher im Auftrieb gefundenen und untersuchten *Pilidien* (J. MÜLLER, BUSCH, GEGENBAUR, KROHN, LEUCKART und PAGENSTECHER, METSCHNIKOFF, BÜTSCHLI) besaßen außer den Seitenlappen noch einen vorderen und hinteren queren Schirm, eine zweite Wimperschnur an der Innenseite der Lappen (KROHN) und endlich die „ohrförmigen Körper“ oder „Saugnäpfe“ (J. MÜLLER, BUSCH), kleine grubenförmige Ektodermeinstülpungen, welche in einem vorderen und hinteren Paar einwärts von den Seitenlappen und in der Umgebung des Mundes entstehen. Sie wachsen immer weiter ins Innere des Pilidium aus und platten sich dabei in der Weise ab, daß zwischen der Innen- und Außenwand jedes Säckchens nur ein spaltförmiger Hohlraum zurückbleibt; die Einstülpungsöffnungen verwachsen sehr bald vollständig. Mit

ihren Basen rücken die vier Säckchen bis an den Mund heran, und umwachsen im übrigen den Darm in der Weise, daß nur noch vor demselben ein weiterer mesodermaler Raum, der später dem Kopftheile angehört, mit eingeschlossen wird. Bei dieser Ausbreitung stoßen sie mit ihren Rändern aufeinander und verbinden sich zu einem einzigen zweiblätterigen Sacke, welcher den Darm mit Ausnahme des erwähnten vorderen Raumes ziemlich eng umschließt und nur am Mundrande mit dem übrigen Ektoderm des Pilidiums zusammenhängt. Das innere Blatt des Sackes wird nun zum definitiven Ektoderm der Nemertine, bedeckt sich daher alsbald mit Wimpern und erzeugt durch Einstülpung die Rüsselscheide und die Seitenorgane, verhält sich also genau so, wie das Ektoderm der Nemertinen aus der ersten Gruppe. Das äußere Blatt des genannten Sackes dagegen ist bloß eine zeitweilige Hülle (eine Art von Amnion), innerhalb deren die Nemertine ihre Entwicklung vollendet, um dann unter Lösung der Verbindung am Munde sowohl diese Hülle, wie die äußere Larvenhaut zu sprengen und zu verlassen. Sie entnimmt also der ursprünglichen Larve den Darm (Enteroderm) und einen Teil des Ektoderms; woher stammt aber ihr Mesoderm? METSCHNIKOFF behauptet, daß das Innenblatt der vier Säckchen oder das bleibende Ektoderm der Nemertine sich frühzeitig in zwei Schichten spaltet, die Haut und die Muskelschicht oder eben das Mesoderm (No. 25, S. 53, 54, 56). Er übersah jedoch, daß eben ein Teil des oben beschriebenen Mesoderms, welcher das ganze Blastocoeloma des Pilidiums durchsetzt, durch das Zusammenwachsen der vier Säckchen in den Nemertinenkörper mit eingeschlossen wird; und BÜTSCHLI hat ferner gezeigt, daß die doppelte Schichtung der sich entwickelnden Leibeshaut der Nemertine nicht von einer Spaltung des Ektoderms, sondern daher rührt, daß eben jene Zellen des ursprünglichen Larven-Mesoderms, welche sich im Bereiche des künftigen Wurms befinden, sich auf der Innenfläche der Säckchen, bez. des Ektoderms ansammeln (No. 27). Und von der Richtigkeit dieser Angabe habe ich mich an den Präparaten meines Freundes BÜTSCHLI selbst überzeugen können, als wir vor Jahren gemeinschaftlich in Norwegen Seestudien trieben. Es wird mithin außer dem Darms und einem Teile des Ektoderms auch noch ein Teil des Mesoderms der Larven, welches, wie wir sahen, nur vom Entoderm abgeleitet werden kann, in den definitiven Nemertinenkörper hinübergenommen, um dort die Rolle des ganzen bleibenden Mesoderms zu übernehmen. Die morphologischen Beziehungen des Pilidiums zur fertigen Nemertine stellen sich also folgendermaßen dar: der ganze Darm (Enteroderm) mit Schlund und Mund, sowie das dieselben umgebende Mesoderm der Larven gehen unverändert in den Wurm über, wäh-

rend sein Ektoderm durch eine Einfaltung des Larvenektoderms im ganzen Umkreise des Körpers gebildet wird, sodaß nur die außerhalb dieser Duplikatur gelegenen Mesoderm- und Ektodermteile in der Metamorphose abgeworfen werden, und keine einzige Keimschicht für den Wurm wirklich neu und außer Zusammenhang mit der gleichen larvalen Schicht gebildet wird. Die Metamorphose des Pilidium greift also in den ganzen Entwicklungsverlauf nicht tiefer ein, als die Verwandlung aller solcher Larven, welche gewisse provisorische Organe abwerfen oder resorbieren. Die Pilidium-bildenden Nemertinen stimmen folglich sowohl in der Entstehung ihrer Keimschichten, wie in deren Umbildungen im wesentlichen durchaus mit den Nemertinen ohne Larvenmetamorphose überein.

Die zweite einer Metamorphose unterworfenen Larvenform der Nemertinen ist von DESOR, SCHULTZE und dann von BARROIS an derselben Species, *Lineus gesserensis*, *obscurus* = *Nemertes obscura*, *olivacea*, beschrieben worden. Während aber die ersteren lediglich feststellten, daß die walzenförmige Larve ihre wimpernde Haut abwirft, um darunter eine neue erscheinen zu lassen (No. 18, 20), worin KROHN und LEUCKART-PAGENSTECHER allerdings schon eine Übereinstimmung mit der Metamorphose der Pilidien erblickten (No. 22, 23), gelang es erst BARROIS, diese Übereinstimmung auch thatsächlich in den dabei maßgebenden Vorgängen nachzuweisen.

Nach BARROIS geht die Coeloblastula des *Lineus gesserensis* aus einer regelmäßigen Dotterteilung hervor (No. 29, S. 34—36). Doch darf nicht übersehen werden, daß diese von SCHULTZE und BARROIS besonders hervorgehobene Regelmäßigkeit (No. 20, 29, S. 35) sich offenbar nicht auf die gleiche Größe der dabei erzeugten Blastomeren, sondern auf deren symmetrische Entstehung und Anordnung bezieht; denn die Veranlassung zu den bezüglichen Bemerkungen jener Forscher gab DESOR nicht sowohl durch die Behauptung einer ungleichen Größe der Blastomeren, als durch die offenbare Verwechselung der allerdings unregelmäßigen Zusammenziehungen des Dotters vor der Teilung mit den Anfängen der letzteren (No. 18, S. 516). Andererseits zeichnet BARROIS selbst in seiner Fig. 6 die oralen Blastomeren um wenigstens das zwei- bis dreifache größer als die anderen, sodaß diese Differenz bei *Lineus gesserensis* ebenso wie bei *L. lacteus* (s. o.) eine konstante sein dürfte, welche nur un bemerkt blieb.

Aus der Coeloblastula des *L. gesserensis* bildet sich eine deutliche Coelogastrula, welche gleich anfangs, ähnlich wie in der Entwicklung des Pilidium, bilateral-symmetrisch wird (No. 29, S. 37), und zwar besonders auffallend

dadurch, daß das Prostoma, welches die Stelle des Mundes bezeichnet, sowie bei *Stylochopsis* deutlich vor die Mitte der abgeplatteten oralen Seite rückt. Auch die Scheidung eines Schlundes von dem eigentlichen Darne stellt sich alsbald ein. Die Bildung der äußeren Hutform (Pilidium) mit Scheitelbesatz, Seitenlappen und Wimperschnur unterbleibt freilich bei den einfachen Larven des *L. gesserensis*; dagegen zeigen sich dicht vor dem Munde und neben dem Grunde des Darmblindsackes die vom Pilidium her bekannten Entodermeinstülpungen, welche sich aber bei sehr frühzeitiger Ablösung vom Ektoderm nicht in platte Säckchen, sondern in einschichtige Scheiben verwandeln (S. 38—41). Diese Scheiben verhalten sich in der Folge genau so, wie die Innenblätter jener Säckchen der Pilidien, d. h. sie umwachsen den Darm und verbinden sich dabei zu einer einzigen, nur vom Munde unterbrochenen Schicht. Die Eigentümlichkeit dieser Larven gegenüber den Pilidien beschränkt sich folglich auf die Abwesenheit der besonderen äußeren Hutform und des sogenannten Amnion, betrifft also nur die bei der Larvenmetamorphose zurückbleibenden provisorischen Teile.

Von den vier Scheiben läßt nun BARROIS alle Gewebe und Organe des künftigen Wurmes mit Ausnahme des Darmepithels und der angeblich aus demselben hervorgehenden Seitenorgane abstammen und zwar durch eine zweimalige Abspaltung: zuerst lösen sich von den Scheiben Fettkügelchen ab und erfüllen das Blastocoeloma als Anlage der Bindesubstanz, und später trete die eigentliche Spaltung der Scheiben in Haut und Muskelschicht ein (S. 44, 59, 60, 67—71). Bei einer solchen Auffassung und den ähnlichen Erklärungen, welche BARROIS in der Entwicklungsgeschichte anderer Nemertinen versuchte (s. o.), kann es nicht Wunder nehmen, daß er bei *Lineus gesserensis* nur die vergängliche Larvenhülle als Ektoderm gelten läßt, die abgelösten Scheiben aber als Mesoderm bezeichnet, welches nur in Anpassung an das hinfällige Ektoderm auch die Epidermis bildet (S. 87—90). Doch kann ich es füglich unterlassen, zu prüfen, wie weit eine solche Terminologie sich aus den von BARROIS angegebenen Thatsachen wirklich rechtfertigen lasse; denn ein Teil der letzteren erweist sich bei näherem Zusehen als durchaus unwahrscheinlich, sowohl wenn man sie für sich allein betrachtet, als besonders im Vergleiche mit den gut begründeten Ergebnissen der Entwicklungsgeschichte anderer, nächstverwandter Nemertinen.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst die histiogenetischen Vorgänge, welche nach BARROIS die Umbildung der Ektodermscheiben herbeiführen. Zuerst sollen die inneren Zellenenden der letzteren durch fettige Entartung sich in

Fettkügelchen verwandeln, welche sich dann ablösen und zur Grundlage des Bindegewebes werden; die auf diese Weise entstandenen zwei ersten Schichten der Scheiben nennt BARROIS „couche grasseuse interne et couche cellulaire externe“ (No. 29, S. 44). Die letztere wiederholt alsdann jenen Prozeß: während die äußeren Zellenhälften zur Epidermis werden, lösen sich die inneren auf und zerfallen in kleine Fettkügelchen, aus deren Aneinanderreihung und Verschmelzung sich Muskelfasern entwickeln. Das Bindegewebe und die Muskulatur der DESORSchen Larven soll also ebenso wie das angebliche primäre Mesoderm von *Amphiporus lactifloreus* nicht direkt aus Zellen hervorgehen, sondern eine nicht-zellige, fettige Detritusmasse zur unmittelbaren Grundlage haben! — Eine solche Auffassung ist denn doch, wie ich glaube, wenig geeignet, die daraus abgeleitete Keimschichtung wahrscheinlich zu machen. Noch weniger vermag dies ein Vergleich der DESORSchen Larven mit den Pilidien.

Es wird gewiß niemandem zweifelhaft erscheinen, daß, wie BARROIS selbst annimmt, diese zwei Larvenformen, welche sowohl durch ihr Vorkommen innerhalb desselben Genus, wie durch die gleichen eigentümlichen Ektoderm-einstülpungen eine so große Verwandtschaft verraten, auch in ihrer weiteren Entwicklung im allgemeinen durchaus übereinstimmen. Es kann sich daher nur darum handeln, welche von den einander widersprechenden Angaben die glaubwürdigere und mithin allein maßgebende ist. Nun wurden in der vielfach durchforschten Entwicklung der Pilidien bisher stets deutliche Zellenbildungen gesehen, während dagegen die von BARROIS untersuchten DESORSchen Larven, wie es die erläuternden Abbildungen lehren, in der Umbildung der Ektoderm-scheiben jede Klarheit und Bestimmtheit vermissen lassen; daraus folgt doch zum mindesten, daß das letztere Objekt für die Beobachtung weit ungünstiger ist, also die bezüglichlichen Ergebnisse auch schon deshalb an Beweiskraft zurückstehen, sowie sie anderseits durch die histiogenetische Deutung BARROIS' wenig vertrauenerweckend sind. Um so mehr fällt daher dem gegenüber die unzweifelhafte Thatsache ins Gewicht, daß in den Pilidien ein schon vorhandenes Mesoderm in den sich entwickelnden definitiven Wurmkörper aufgenommen wird; denn daraus allein würde schon die Ansicht hinfällig, daß dessen bleibendes Mesoderm sich von den Ektodermeinstülpungen abspalte, wenn nicht zum Überflusse diese scheinbare Spaltung von BÜTSCHLI direkt widerlegt worden wäre. Kurz, solange man anerkennt, daß nächstverwandte Arten nicht eine diametral entgegengesetzte Entwicklung haben können, wird man die gesicherten Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Pilidien, soweit ihnen widersprechende, aber zweifelhafte Angaben über die DESORSchen Larven

gegenüberstehen, im allgemeinen auch auf deren Entwicklungsgeschichte übertragen, also annehmen müssen, daß ihr Mesoderm nicht vom eingestülpten Ektoderm, sondern vom Entoderm abstamme. Und wenn dieser Schluß noch eine Rechtfertigung verlangte, so wäre sie darin vorhanden, daß auf diese Weise eine allgemeine Übereinstimmung in der Ontogenie aller Nemertinen, derjenigen mit direkter Entwicklung und derjenigen mit Larvenmetamorphose, sich feststellen läßt, ein gewiß glaubwürdigeres Ergebnis als die Annahme, daß in einer Ordnung, Familie oder gar Gattung unvereinbare Gegensätze nebeneinander beständen.

Soviel über die Genese des Mesoderms bei *Lineus gesserensis*. Über das Enteroderm desselben giebt BARROIS an, daß es sich in eine Fettmasse verwandelt, welche die ursprüngliche Darmhöhle zum Schwunde bringt (No. 29, S. 49, 58, 66); um die wandständigen Fettkügelchen bilde sich später aus unbekannter Quelle Protoplasma, welches die Daruszellen liefere, während die im Centrum zurückbleibenden Fettelemente ein „Meconium“ darstellten (S. 79). Indem BARROIS dabei selbst auf die von KOWALEWSKY beschriebene Darmentwicklung von *Euaxes* als eine ganz analoge Erscheinung hinweist, ist es gestattet, seine Darstellung so zu umschreiben, daß das Enteroderm von *Lin. gesserensis* zum Teile in einen centralen, die Darmhöhle erfüllenden Nahrungsdotter zerfällt und zum anderen Teile in die zellig bleibende Darmauskleidung übergeht.

Über die Entwicklung der einzelnen Organe bei den Nemertinen überhaupt soll hier nur dasjenige erwähnt werden, was bei einem Vergleiche mit den Dendrocoelen in Betracht kommen kann, nämlich die Entstehung des Hirns und der Augen. Das erstere erscheint im Kopfteile vor dem Schlunde in Form von zwei getrennten bilateral-symmetrischen Massen*, welche nach den Untersuchungen von LEUCKART-PAGENSTECHER und METSCHNIKOFF bei Pilidien (No. 23, 25) und von HOFFMANN bei *Tetrastemma* (No. 30) sich aus dem dorsalen Ektoderm auslösen, nach BARROIS aber mitsamt den Augen innerhalb des Mesoderms, bez. der Muskelschicht sich differenzieren (No. 29, S. 25, 71—73). Da nun insbesondere HOFFMANN seine Angabe auf Durchschnittsbilder stützt, BARROIS aber nicht sowohl von Beobachtungen, als viel-

* CLAPARÈDE beobachtete in einem frühen Stadium von *Proserhynchus Claparedi* zwei vordere Ganglien, welche sich rückwärts in dünne, am hinteren Körperende ebenfalls gangliös endende Stränge fortsetzten (No. 6, S. 23).

mehr von einer bloßen Ansicht spricht, so kann die Entscheidung nur für die erstere Behauptung ausfallen. — In betreff der Augen ist es nicht überflüssig zu bemerken, daß sie nach allen Beschreibungen in der Zweizahl auftreten und sich erst viel später vermehren; nach der Beobachtung DALYELLS besitzt selbst die augenlose *Cephalothrix linearis* in der Larvenzeit zwei Augen (No. 4, S. 75).

Überblicken wir die Ergebnisse, welche aus einer vergleichenden Prüfung der wichtigsten Darstellungen über die Ontogenie der Nemertinen gewonnen wurden, so stellt sich uns dieselbe im wesentlichen sehr übereinstimmend bei den verschiedenen Gattungen dar. Denn die am meisten ins Auge fallenden, nämlich die mit der Larvenmetamorphose zusammenhängenden Unterschiede sind, wie ich es auseinandersetzte, im ganzen sehr untergeordneter Natur, was sich auch schon darin zeigt, daß sie innerhalb einer Gruppe und Gattung vorhanden sein, dagegen in verschiedenen Abteilungen gleicherweise fehlen können. Ich kann daher um so eher die Frage nach der Bedeutung der Erscheinungen jener Larvenmetamorphose bis zu einer späteren Gelegenheit hinausschieben, und mich hier lediglich auf die grundlegenden, allgemeinen Vorgänge der Ontogenie beschränken. Dieselben lassen sich folgendermaßen zusammenstellen.

1. Die Dotterteilung ist bei allen Nemertinen anscheinend eine gleichmäßige. Doch zeigt eine nähere Prüfung, daß bei den mit einer Larvenmetamorphose sich entwickelnden Nemertinen eine gewisse Ungleichmäßigkeit jener Teilung nicht sowohl fehlt, als vielmehr bloß unbeachtet blieb; und da auf diese Erscheinung überhaupt kein großes Gewicht gelegt wurde, so mag sie auch bei anderen Gattungen übersehen sein.

2. Infolge der Dotterteilung entwickelt sich entweder eine Coeloblastula (*Lineus gesserensis*, *L. lacteus*, *Micrura*, *Amphiporus*) oder der Keim bleibt solid, eine Sterroblastula (*Tetrastemma*, *Malacobdella*). Die erstere führt zur Bildung einer Coelogastrula, welche um so unvollkommener erscheint, je kleiner das Blastocoeloma war, in welches die untere verdickte Keimhälfte oder das Entoderm sich einstülpt (vgl. die Pilidien und *Amphiporus*). Auch in der zweiten Blastulaform erfolgt die Sonderung des centralen Entoderms und peripherischen Ektoderms mit größter Wahrscheinlichkeit vermittelt einer Gastrulabildung (Sterrogastrula), obwohl dieselbe wegen dergleichen Blastomeren wenig kenntlich zu sein scheint.

3. Die Gastrulahöhle geht nur bei den Pilidien unmittelbar in die bleibende Darmhöhle über; in den DESORSchen Larven wird sie durch den aus

den innersten Entodermteilen entstehenden Nahrungsdotter wieder ausgefüllt, welcher alsdann ebenso wie bei den übrigen Nemertinen, wo er eine Gastrulahöhle überhaupt nicht aufkommen läßt, erst durch seinen Schwund die Darmhöhle eröffnet.

4. Das Prostoma bestimmt, soweit bekannt, überall die Stelle des künftigen Mundes; eine ektodermale SchlundEinstülpung ist aber bei den Nemertinen nicht beobachtet worden.

5. Wo über die ursprünglichen Lagebeziehungen des Embryo überhaupt irgend eine Auskunft zu finden ist, also in der Entwicklungsgeschichte der Pilidien (METSCHNIKOFF), der DESORSchen Larven und des *Amphiporus* (BARROIS), läßt sich eine frühzeitige, noch während der Gastrulabildung angelegte bilaterale Symmetrie des Embryo nachweisen, indem das Prostoma an das eine (Vorder-) Ende des verlängerten Körpers rückt, und der Darm von dort aus rechtwinkelig zur Scheitelaxe auswächst.

6. Aus den vorderen, oberen Teilen des Ektoderms gehen das paarige Central-Nervensystem und die Augen hervor, welche letzteren stets, mögen sie auch später in größerer Zahl erscheinen oder ganz fehlen, ursprünglich in einem Paare auftreten. Weitere Erzeugnisse des Ektoderms sind die Rüsseltasche und die Seitenorgane. — In allen Nemertinengattungen wird ein Mesoderm vom Entoderm ausgefällt und dadurch der Rest des letzteren in ein Enteroderm verwandelt. Ein weites Blastocoeloma bedingt ein ganz lockeres Gefüge des Mesoderms (*Lineus*, *Micrura*, *Malacobdella*), wogegen dasselbe als massige Schicht auftritt, wenn eine eigentliche Keimhöhle ganz fehlte oder früh verschwand (*Tetrastemma*, *Amphiporus*).

7. Die gewissen Nemertinen eigentümliche Larvenform des Pilidium zeichnet sich durch einen Wimperbusch auf dem konvexen Scheitel, zwei endständige Schirme und zwei seitliche Lappen aus, welche mit einer die ganze Bauchseite umkreisenden Wimperschnur besäimt sind. Durch vier ventrale Ektodermeinstülpungen wird dieses Larvenkleid mit den anhängenden Mesodermzellen von den inneren Hauptteilen des Körpers abgelöst und in der Metamorphose abgeworfen; dasselbe erleiden die DESORSchen Larven, ohne vorher ihre einfache äußere Form verändert zu haben.*

* Daß die Larve von *Cephalothrix galathea* gleichfalls dem DESORSchen Typus angehöre (No. 26), scheint mir noch nicht sicher; auch wird das von V. BENEDEN (No. 24, S. 21) behauptete Abwerfen der Larvenhaut von *Nemertes carcinophila* durch MAC INTOSH ganz bestimmt bestritten (No. 28, S. 93, 124).

Die Dendrocoelen und die Nemertinen.

Vergleicht man die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte dieser beiden Unterordnungen der Turbellarien, sowie sie in zwei korrespondierende Reihen zusammengestellt wurden (S. 33 u. 47), Punkt für Punkt, so wird man neben einer wesentlichen Übereinstimmung teils nur untergeordnete, teils solche Unterschiede antreffen, welche verschiedene Entwicklungsstufen desselben Vorgangs bedeuten.

Die Ungleichmäßigkeit der Dotterteilung ist in beiden Abteilungen vorhanden, aber bei den Dendrocoelen, denen sich darin die Rhabdocoelen anschließen, größer als bei den Nemertinen. Doch hat dies keinen durchgreifenden Einfluß auf die Entwicklung der verschiedenen Blastula- und Gastrulaformen, welche vielmehr in beiden Gruppen nebeneinander vorkommen und überall in wesentlich gleicher Weise die Sonderung eines Ekto- und Entoderms herbeiführen. Eine bestimmte Norm über den Zusammenhang und die Aufeinanderfolge jener Formen läßt sich nicht aufstellen, indem z. B. eine Sterroblastula ebensowohl von einer Coelogastrula (*Stylochopsis*), wie von einer Sterrogastrula (*Tetrastemma* u. a.) gefolgt sein kann. Es hängt dies eben von den variablen Größenverhältnissen der Blastomeren und des Blastocoeloma ab, welche in den verschiedensten Kombinationen und Übergängen vorkommen. Von größtem Einflusse ist dabei natürlich die Anlage eines Nahrungsdotters innerhalb des Entoderms, welche die Entwicklung eines weiten Blastocoeloma und einer Gastrulahöhle teils beschränkt, teils nachträglich oder von vornherein unterdrückt (*Stylochopsis* — *Lineus gesserensis*, *Amphiporus* — *Tetrastemma*, *Malacobdella* u. a.). Daß der Nahrungsdotter ganz allgemein als ein überschüssiger, für die Gewebsbildung entbehrlicher Teil des Entoderms aufzufassen sei, habe ich schon vor Jahren und, wie ich glaube, zuerst ausgesprochen (No. 34, S. 130, 143—145, 809, 867—869)*, und im Bereiche der Turbellarien dürfte die Stufenreihe der phyletischen Entwicklung des Nahrungsdotters aus dem Entoderm klarer als sonst vorliegen. Die *Pilidien*, bei denen das freie

* Ich erwähne dies mit Rücksicht auf die folgende Bemerkung v. JHERINGS: „Das Verdienst, den Nahrungsdotter zuerst als Entodermprodukt in Anspruch genommen zu haben, gebührt E. HAECKEL: *Studien zur Gastraeatheorie*, 1877“ (H. v. JHERING, *Befruchtung und Furchung des thierischen Eies* u. s. w. in den *Vorträgen für Thierärzte* von PFLUG. I. 4. 1878, S. 156). Meine oben citierte Arbeit erschien 1875; ich darf also die Priorität für die bezeichnete Auffassung beanspruchen. Ich verbinde damit aber nicht den Wunsch nach der HAECKEL gezollten Anerkennung, sondern den andern: „wir möchten weniger erhoben und fleißiger gelesen sein“.

Larvenleben wohl am frühesten beginnt, besitzen keine Spur eines Nahrungsdotters; bei *Stylochopsis* sind die Anfänge einer solchen Bildung unverkennbar, indem die gleichen Entodermteile, welche in anderen Gattungen zum Nahrungsdotter verbraucht werden, durch eine besonders träge Umbildung sich vor dem übrigen Entoderm auszeichnen, ohne jedoch aus ihm völlig auszuschneiden oder die Gastrulahöhle zu verdrängen. Bei *Lineus gesserensis* und *Amphiporus* geschieht dies bereits, doch so spät, daß der Nahrungsdotter sich nicht von dem ursprünglichen Entoderm, sondern vom Enteroderm ablöst und die bereits gebildete Gastrulahöhle erst nachträglich ausfüllt und zum Schwunde bringt. Bei den übrigen Dendrocoelen und Nemertinen endlich erscheint der Nahrungsdotter schon so frühe angelegt, daß die dadurch bedingte Ausdehnung des Entoderms die Bildung einer Gastrulahöhle ganz verhindert. Natürlich setzt aber diese aus den verschiedensten Abteilungen der Turbellarien kombinierte Entwicklungsreihe in keiner Weise entsprechende Verwandtschaftsbeziehungen der ersteren voraus; indem der Nahrungsdotter die genetischen Beziehungen der übrigen Keimteile und deren weiteren Entwicklungsverlauf nicht berührt, sondern offenbar nur mit der ganzen Ökonomie des Embryonal- und Larvenlebens zusammenhängt, kann sein Auftreten und Schwinden auch nur ein Merkmal sein für Abänderungen im biologischen Verhalten, dessen Übereinstimmung nur selten und unter ganz bestimmten Bedingungen auf eine wirkliche Verwandtschaft hindeuten kann. Wollte man daher eine Regel über die Beziehungen des Nahrungsdotters zur Gesamtentwicklung aufstellen, so könnte sie nur so lauten, daß er dort fehlt oder sich zurückbildet, wo das selbstständige Larvenleben früh beginnt (*Pilidium*), dagegen durch die Beschränkung des letzteren auf eine spätere Zeit in die Erscheinung gerufen und erhalten wird (*Stylochopsis* u. a.).

Wenn in den bisher besprochenen Punkten (Dotterteilung, Bildung der Gastrula und des Nahrungsdotters) merkliche Unterschiede zwischen Dendrocoelen und Nemertinen nicht hervortreten, so zeigt sich doch ein solcher scheinbar hinsichtlich des Prostoma. Dasselbe bezeichnet allerdings in beiden Ordnungen die Stelle des bleibenden Mundes; doch fehlen direkte Anhaltspunkte für die weitere Annahme, daß der Schlund der Nemertinen ebenso wie derjenige der Dendrocoelen durch eine Einstülpung des das Prostoma umgebenden Ektoderms zu stande komme, jenes also nicht in den eigentlichen Mund, sondern in die innere Schlundöffnung sich verwandele. Diese scheinbare Abweichung der Nemertinen muß um so mehr auffallen, als das bezügliche Verhalten der Dendrocoelen nicht nur in verschiedenen anderen Abteilungen

der Würmer die Regel ist, wie sich aus den folgenden Abhandlungen ergeben wird, sondern auch darüber hinaus weit verbreitet ist. Es wird daher nicht überflüssig sein, hier darauf hinzuweisen, daß die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit desselben Vorgangs auch bei den Nemertinen nicht ausgeschlossen ist.

Sehen wir auch von den Fällen ab, wo die Mundbildung nur undeutlich erkannt und flüchtig erwähnt wurde, so könnte doch selbst bei den Pilidien, deren Prostoma weit offen bleibt, die Einsenkung desselben und eines ektodermalen Schlundes nicht leicht erkannt werden, weil das eingestülpte Entoderm und das damit zusammenhängende ventrale Ektoderm ganz gleich erscheinen (vgl. METSCHNIKOFF, No. 25, Fig. 4), also ein von den Lagebeziehungen unabhängiges Merkmal für die Grenze zwischen beiden oder eben für das ursprüngliche Prostoma fehlt. Bei dieser Sachlage ließe sich daher, selbst wenn nach der ersten Einstülpung ein Nachrücken der zusammenhängenden Keimhaut nachgewiesen würde, ebenso gut behaupten, daß die ganze gleichmäßige Einstülpung, also auch der nachträglich abgegrenzte Schlund, als eine entodermale Bildung anzusehen sei, wie anderseits, daß trotz eines fehlenden Grenzmerkmals die ursprüngliche Öffnung des Prostoma und der sekundär ins Innere vorrückende Keimteil als Ektoderm zu gelten habe. Mit anderen Worten, dieser Zustand ist ein nach der Erscheinung indifferenter, welcher nur nach den Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Formen zu deuten ist. Dann kann es aber nicht zweifelhaft sein, daß zunächst mit Rücksicht auf die Dendrocoelen, um von den anderen Würmern ganz zu schweigen, nur die zweite der eben bezeichneten Auffassungen berechtigt ist.

Der bilateral-symmetrische Bau des Keimes offenbart sich bei den Nemertinen (Pilidien, DESORSche Larven) ungefähr ebenso frühzeitig und in derselben Art wie bei *Stylochopsis*: indem durch das Prostoma die Bauchseite, durch die gebogene Darmaxe die Medianebene und das Hinterende des Körpers bestimmt werden, sind die allgemeinen Lagebeziehungen auch des künftigen Wurmes fixiert. Anders verhält es sich mit den besonderen Lagebeziehungen der einzelnen Körperteile und Organe; diese verändern sich zum Teil sehr auffallend im weiteren Verlaufe der Entwicklung, und zwar verschieden in den beiden Ordnungen.

Man vergegenwärtige sich die Einzelheiten im Bau der Gastrula von *Stylochopsis*. Die bilaterale Symmetrie ist zuerst nur im Entoderm angelegt, während das Ektoderm, also der Embryo im großen und ganzen noch kugelförmig erscheint. Ferner bezeichnet das blindgeschlossene Ende der ungefähr retortenförmigen Darmhöhle das Hinterende des Körpers, das Prostoma aber nicht

ohne weiteres dessen Vorderende; denn es liegt, wenngleich vor dem oralen Pole, demselben doch näher als der Stelle zwischen den Augen, welche etwas später durch die vordere Geißel ganz unzweideutig als jenes Vorderende gekennzeichnet ist. Ganz entsprechend verhalten sich die Gastrulaformen der Nemertinen (Pilidien, DESORSche Larven). Rechnet man nun außer dem präpharyngealen Abschnitte auch noch die Region des Prostoma, bez. des Mundes und des Schlundes füglich zur Anlage des Kopfes, so ergibt sich, daß die letztere diejenige des Rumpfes in den beiden Ordnungen an Masse überwiegt. Dieses Verhältnis schlägt darauf bei den Nemertinen allerdings in das Gegenteil um, indem der ganze Körper und namentlich das Ektoderm sich der Bildung der Darmhöhle anpaßt und vorherrschend nach hinten auswächst, wodurch eben die Anlage des Rumpfes schnell verlängert wird; doch werden dabei die ursprünglichen Lagebeziehungen des Darmes und des Prostoma, bez. des Mundes zu einander und des Hirns zum ersteren nicht abgeändert: Mund und Schlund bleiben das vordere Ende des Darmes, und das Hirn bleibt vor und über dem Schlunde liegen. Man kann also sagen, daß der Typus, welcher die Gastrula aller Turbellarien kennzeichnet, bei den Nemertinen auch in der weiteren Entwicklung erhalten bleibt. Anders bei den Dendrocoelen. Wenn bei ihnen bloß das oben bezeichnete Mißverhältnis von Kopf und Rumpf fort dauerte, so würden sie sich von den Nemertinen nicht wesentlich unterscheiden; wie ich aber für die *Stylochopsis pilidium* auseinandersetzte, erfahren die ursprünglichen Lagebeziehungen ihrer Einzelteile dadurch eine wesentliche Abänderung, daß die Umbildung der Körperform nicht einfach der von der Darmhöhle vorgezeichneten Richtung folgt, sondern die obere Körpermasse sich nach vorn und unten verschiebt, wobei der präpharyngeale Abschnitt merklich verlängert, das Hirn in derselben Richtung an die Bauchseite verdrängt, der Darm aber in einen vorderen Schenkel ausgezogen wird, welcher zuletzt über das Hirn vorwächst. Bei dieser Umwälzung, deren Erfolge bleibende sind, wandert also nicht etwa das Prostoma aus der ursprünglichen Kopfregion rückwärts in den Rumpf, sondern jene Region beginnt die angegebene Umbildung, wenn das Prostoma noch das Vorderende des Darmes bezeichnet, also unzweifelhaft den alten Platz einnimmt (vgl. Fig. 21, 22). Folglich ist auch an der Identität der Vorderhälfte des fertigen Dendrocoelenkörpers bis hinter den Mund und Schlund und dem gleichbegrenzten Kopfteile der zugehörigen Embryonen und der Nemertinen nicht zu zweifeln. Allerdings ist jene organologische Umbildung des embryonalen Kopfteiles der Dendrocoelen keine sehr beständige, typische, indem die Lage des Mundes in dieser Ordnung, noch mehr aber bei den nächst-

verwandten Rhabdocoelen wechselt und selbst bis an die gleiche Stelle wie bei den Nemertinen vorrückt, ohne die übrige Organisation dieser Würmer merklich zu beeinflussen. Dies ist aber nur die natürliche Folge davon, daß der definitive Zustand nicht schon in der ersten Embryonalform bestimmt vorgezeichnet ist, sondern die letztere, wie die primäre Darmbildung lehrt, ebensogut die Anlage zu dem bei den Nemertinen fixierten Typus, wie die Ursachen zu den sekundären Abweichungen von demselben enthält. Und wie weit diese führen können, erhellt unter anderem daraus, daß das Hirn, welches bei den Nemertinen unmittelbar vor und über dem Schlunde liegt, bei den Dendrocoelen durch die beschriebene Umwälzung nicht nur unter den vorderen Darmast, sondern so weit vor den Schlund zu liegen kommt, daß die daraus entspringenden hinteren Längsnervenstämme, welche zu beiden Seiten des Schlundes nach hinten ziehen, noch vor diesem durch quere Kommissuren verbunden sind (vgl. LANG, No. 33, S. 471 u. f.), ein Vorkommen, welches bei den Nemertinen ebenso unmöglich wäre, wie bei den höheren Würmern.

Ist aber schon das Schwankende in der besprochenen sekundären Umbildung des Dendrocoelenembryo geeignet, die Divergenz in der Entwicklung der Dendrocoelen und Nemertinen von einem gemeinsamen Ausgangspunkte aus geringer erscheinen zu lassen, so tritt ihre Verwandtschaft noch mehr in den Vordergrund, sobald wir die den beiden Ordnungen eigentümlichen Larvenformen mit einander vergleichen. Als die Grundform derselben bei den Dendrocoelen suchte ich bereits eine solche wahrscheinlich zu machen, welcher die *Stylochopsis*larve am nächsten steht. Zur Unterstützung dieser Ansicht wies ich auf deren nahe Verwandtschaft mit den Larvenformen anderer Wurmgruppen hin, unter denen ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung die Pilidien hervorhob. Man braucht nur die Entwicklung der letzteren und der *Stylochopsis pilidium*, ihren konvexen Rücken mit dem Scheitelhöcker, die mit einer Wimper schnur besäumten zwei Seitenlappen und den vorderen Schirm im Umfange des ventralen Mundes mit einander zu vergleichen, um sich von der allgemeinen Homologie beider Formen zu überzeugen. Der einzige etwas mehr auffallende Unterschied beruht darin, daß den *Stylochopsis*larven ein hinterer Schirm fehlt, bei den Pilidien aber vorhanden ist, ein Umstand, der sich schon deshalb als untergeordneter darstellt, weil gerade die beiden queren Schirme der Pilidien sehr variieren und, wie ich selbst an einer größeren Pilidienart in Neapel beobachtete, sich beinahe völlig zurückbilden können. Daß aber die Pilidien einer eingreifenden Metamorphose unterliegen und dabei entbehrliche Larventeile ganz abwerfen, kann natürlich der bezeichneten Homologie der vorausgehenden

Zustände keinen Eintrag thun. Diese Metamorphose verbindet nun aber, wie BARROIS gezeigt hat, die Pilidien mit den DESORSchen Larven. BARROIS hält zwar die letzteren für die ursprüngliche Form, weil die Ektodermeinstülpungen eigentlich nur ein Mesoderm seien, dessen blattförmige Anlage (DESORSche Larven) offenbar älter wäre, als die bläschenförmige (Pilidien), die nur sekundär „durch Anpassung“ erworben sein könne (No. 29, S. 87—90). Diese Begründung wird aber mit der bereits zurückgewiesenen Mesodermtheorie von BARROIS hinfällig, wogegen, abgesehen von anderen Gründen, schon die Verwandtschaft der Pilidien mit den Larven der Dendrocoelen und anderer noch zu erwähnender Würmer vielmehr dafür spricht, daß sie die älteste Larvenform der Nemertinen repräsentieren.

Nicht besser begründet ist der Einwand, welchen HALLEZ gegen meinen Vergleich der Stylochopsislarven — von HALLEZ ohne weiteres als MÜLLERSche Larve bezeichnet (No. 15, S. 90, 127) — und der Pilidien erhebt. Ihre Ähnlichkeit sei nur eine äußerliche, ohne jeden morphologischen Wert, da die erstere Larve das Ei bereits mit der Organisation des fertigen Tieres (?) verlasse, das Pilidium aber als einfache Gastrula ausschlüpfe (S. 127). Diese „*différence capitale*“ ist aber weder richtig, noch könnte sie zu der Formverwandschaft der Larven in irgend einer Beziehung stehen, also meinen Vergleich irgendwie berühren. Ich bleibe daher der Ansicht, daß von der Larvenform der *Stylochopsis pilidium* sowohl die MÜLLERSche Dendrocoelenlarve, wie das Pilidium abgeleitet werden kann, und daß ferner die DESORSche Nemertinenlarve ein zurückgebildetes Pilidium darstellt.

Zum Schlusse erwähne ich diejenige Verschiedenheit der Dendrocoelen und Nemertinen, welche manchem vielleicht die wichtigste scheinen mag, nämlich diejenige bezüglich des Mesoderms. Indem aber das Entoderm der Dendrocoelen, ohne vorher in Meso- und Enteroderm zu zerfallen, direkt in diejenigen Gewebe übergeht, welche bei den Nemertinen jene sekundären Schichten des Entoderms zur Grundlage haben, offenbart das letztere meiner Ansicht nach eine Steigerung der morphologischen Gliederung, welche in den höheren Abteilungen der Würmer allerdings zum Ausgangspunkte sehr wichtiger Fortschritte der ganzen Organisation wird, aber innerhalb des Kreises der Turbellarien eine solche Bedeutung noch nicht hat, und jedenfalls nicht sowohl eine Divergenz, wie eine solche für andere Verhältnisse hervorgehoben wurde (s. o.), als einen Fortschritt in derselben Richtung bezeichnet. Das Mesoderm der Nemertinen erhebt sie allerdings über die mesodermlosen Dendrocoelen, aber, da es eine weitere morphologische Gliederung nicht erfährt, doch nur in so geringem

Grade, daß die bisher festgestellte Übereinstimmung beider Gruppen dadurch nicht merklich erhöht würde, wenn bei einer oder der anderen Dendrocoele doch noch ein Mesoderm nachgewiesen würde; wie ich denn seine Anwesenheit bei den Rhabdocoelen, welche den Übergang zu den Nemertinen vielfach zu vermitteln scheinen, nicht für unwahrscheinlich halte. Wenn ich trotzdem den Mangel eines Mesoderms bei den Dendrocoelen besonders hervorgehoben habe, so geschah es, um zu zeigen, daß ein solcher indifferenter Zustand des Entoderms, wobei es die Rollen des Meso- und Enteroderms ungesondert vereinigt, bei den Würmern wirklich vorkommt, und daß es folglich ganz natürlich ist, in der betreffenden Gruppe mit die älteste Wurmform anzuerkennen. Die eigentliche Verwertung werden aber diese sowie alle übrigen Ergebnisse der voranstehenden Vergleichung zwischen Dendrocoelen und Nemertinen erst finden können, wenn man sie in Verbindung bringt mit der Entwicklungsgeschichte anderer Würmer, welche die folgenden Abhandlungen liefern sollen.

Nachschrift.

Während des Druckes dieser Abhandlung ist eine neue vorläufige Mitteilung „zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien“ von SELENKA erschienen (Biologisches Centralblatt I), welche meine Kritik seiner ersten Mitteilung (S. 16—20) zum Teil gegenstandslos macht. SELENKA giebt nämlich seine frühere Auffassung von der Entstehung des Darmes innerhalb des Mesoderms und von der Beschränkung des Enteroderms (Pharyngealzellen) auf den Rüssel auf, indem er beobachtet haben will, daß das letztere oder die unteren Polzellen, wie es schon HALLEZ annahm, den gesamten Darmraum auskleide. Auch die Bildung des Schlundes durch eine Ektodermeinstülpung wird zugegeben und dadurch meine Annahme gerechtfertigt, daß die abweichenden früheren Angaben irrig waren (vgl. S. 27). Dagegen sind die neuesten Beobachtungen SELENKAS über die Entwicklung des Entoderms nicht vereinbar mit den meinigen. Daß bei den von ihm untersuchten Dendrocoelen sich ein Mesoderm vom ursprünglichen Entoderm absonderte, stände an sich nicht im Widerspruche mit dem Mangel eines Mesoderms bei *Stylochopsis*; denn es könnte dieses eine niedere, jenes eine höhere phyletische Entwicklungsstufe darstellen. Und in der That bin ich der Ansicht, daß das einheitliche Ento-

derm, wie es bei *Stylochopsis* noch besteht, allmählich zu einer solchen Sonderung fortschritt, daß die unmittelbare Auskleidung des Darmes und die sie konzentrisch umgebenden Zellenmassen sich schon auf einer frühen ontogenetischen Entwicklungsstufe als Entero- und Mesoderm trennten, gerade so wie wir es bei den Nemertinen sehen (vgl. S. 37 u. flg.). Nach HALLEZ und SELENKA geht aber das Mesoderm von *Leptoplana*, *Eurylepta* und *Thysanoxoon* aus einem Entodermteile hervor, dessen Homologon bei *Stylochopsis* (obere und mittlere Entodermzellen) von Anfang an fortdauernd die ganze Decke der Darmhöhle selbst bildet; und das gesamte Enteroderm jener Dendrocoelen wäre nur auf die unteren Polzellen von *Stylochopsis* zurückzuführen. Diese Gegensätze stehen zunächst ohne Vermittelung da; ja sie steigern sich noch durch die gleich anfangs rein strahlige Anlage des Darmes bei *Thysanoxoon* (SELENKA), während der Gastruladarm von *Stylochopsis* wie bei Nemertinen und Anneliden sich als einfacher Sack mit ausgesprochener bilateraler Symmetrie darstellt, um erst später eine eigentümliche Umbildung zu erfahren. Alle diese Umstände gestatten es aber, die Entwicklung von *Stylochopsis* in eine nähere Beziehung zu derjenigen der übrigen Würmer zu bringen (vergl. das nächste Heft), während die von HALLEZ und SELENKA untersuchten Dendrocoelen, wie mir scheint, nicht sowohl eine noch ursprünglichere, als vielmehr eine sekundär abgeänderte Form darstellen.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Stylochopsis pilidium*.

Gemeinsame Zeichen.

- aor* aboraler Pol.
- or* oraler Pol.
- ek* Ektoderm.
- en* Entoderm, *en 1* vordere, *en 2* hintere, *en 3* und *en 4* seitliche Entodermzellen.
- d* Darmhöhle.
- s* Schlundgrube.
- sl* Seitenlappen.
- ks* Kopfschirm.
- vg* vordere Geißel.
- hg* hintere Geißel.
- st* Stammzellen des Entoderms.

Tafel I.

- Fig. 1. Ei während der Dotterkontraktionen nach dem Austritte des ersten Polbläschens (*a*), *b* Eihaut.
- Fig. 2. Der radiär gestreifte Dotter mit heller Rinde und excentrischem Embryonal-kern *a, b*, wie vorher.
- Fig. 3. Erste Dotterteilung, die Kerne bilden sich aus mehreren Stücken; Seitenansicht.
- Fig. 4. Vierteilung des Dotters; aus den aboralen Enden der vier Blastomeren erheben sich vier helle Knospen (Anlage der ektodermalen Blastomeren), Seitenansicht.
- Fig. 5. Seitenansicht des aus vier oberen ektodermalen und vier unteren entoder-malen Blastomeren bestehenden Keimes.
- Fig. 6. Obere Ansicht desselben Keimes.
- Fig. 7. Obere Ansicht eines Keimes von zwölf Ektoderm- und vier Entodermzellen.
- Fig. 8. Untere Ansicht des Keimes; von den oralen Enden der hellen Entoderm-zellen lösen sich die kleinen Polzellen ab.
- Fig. 9. Untere Ansicht des Keimes; 1. Typus der Umbildung des Entoderms, *en 2* hat sich zuerst geteilt.
- Fig. 10—12. Drei Entwicklungsstufen desselben Keimes, vom oralen Pole gesehen; 2. Typus der Umbildung des Entoderms: zuerst teilen sich *en 3* und *en 4* (Fig. 10), verschieben sich dann kulissenartig zu beiden Seiten einer mitt-leren Grube, der Anlage der Darmhöhle (Fig. 11), nach der Teilung von

en 2 ist die bilaterale Symmetrie des Entoderms vollständig und dasselbe unter der Darmhöhle in einer Längsnaht geschlossen (Fig. 12). Zugleich dringt das Ektoderm auf die orale Fläche vor, in deren Mitte die kleinen Polzellen liegen.

Tafel II.

- Fig. 13. Senkrechter optischer Durchschnitt einer Sterrogastrula, *k* das Blastocoeloma.
- Fig. 14. Senkrechter optischer Querschnitt einer Coelogastrula, *k* Blastocoeloma, *pr* das Prostoma, im Begriffe, sich in der Längsnaht zu schließen.
- Fig. 15. Ein gleicher Durchschnitt nach dem Schlusse des Prostoma und der Anlage der Schlundgrube, *en** unterste Entodermzellen in der Nähe des Prostoma und künftigen Rüssels (Polzellen?)
- Fig. 16. Untere Ansicht eines Keimes, dessen Prostoma sich hinten in einer Längsnaht geschlossen hat, vorn unter *en 1* noch offen ist.
- Fig. 17. Der vordere Prostomarest konzentrisch zusammengezogen.
- Fig. 18. Horizontaler optischer Durchschnitt durch einen ähnlichen Embryo, wie der in Fig. 16 abgebildete. Es ist die blindsackförmige Darmhöhle mit ihrem Ausgange unter *en 1* sichtbar; das Entoderm ist mehrschichtig (vgl. Fig. 14, 15).
- Fig. 19. Optischer Durchschnitt eines Embryo, wie der in Fig. 20 dargestellte, bei der Ansicht von oben und hinten; über *en 1* liegt ein (linker) Augenfleck *s** hinterster Ausläufer der Schlundgrube.
- Fig. 20. Seitenansicht eines ähnlichen Embryo; die Seitenlappen verdecken die flache Schlundgrube, *en** Polzellen? (vgl. Fig. 15).
- Fig. 21. Seitenansicht einer jungen Larve, mit retortenförmiger Darmhöhle, kleinen protoplasmatischen und den Stammzellen des Entoderms, *i* Anlage des Scheitelhöckers.
- Fig. 22. Seitenansicht einer älteren Larve; die Darmhöhle ist von der Schlundöffnung *x* (= Prostoma) nach vorn ausgesackt, die kleinen Entodermzellen sind undeutlich; *i* wie in Fig. 21, *m* Mund.
- Fig. 23. Horizontaler optischer Durchschnitt eines bereits länglichen Embryo mit zwei Augenflecken; *en 1* ist geteilt.
- Fig. 24. Larve innerhalb der Eihaut, die ventralen Lappen an die Bauchseite umgeschlagen, das Prostoma im Grunde der Schlundgrube hat einen wulstigen Rand (Rüsselanlage).
- Fig. 25. Larve in der Metamorphose von oben gesehen; *h* Hirnanlage, die Stammzellen beinahe verschwunden, die Geißeln bezeichnen die Körperenden.

II.

Entwicklungsgeschichte der *Rhabditis nigrovenosa*.

Litteraturverzeichnis.

1. METSCHNIKOFF, Die Entwicklung der *Ascaris nigrovenosa* (Archiv für Anatomie und Physiologie, 1865).
2. SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. 1866.
3. AUERBACH, Organologische Studien. II. 1874.
4. BÜTSCHLI, Untersuchungen über die beiden Oxyuren der *Blatta orientalis* (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. XXI).
5. — — Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans* (Ebenda XXVI).
6. RADKEWITSCH, Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden (Arbeiten der Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft zu Charkow. 1871, III), nach dem Referate in: HOFFMANN und SCHWALBE, Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie. I. S. 239.
7. NATANSON, Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden (Arbeiten der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte. Warschau 1876).
8. GANIN, Über die Entwicklung von *Pelodera teres* (Ebenda). — Für die beiden letzteren Arbeiten vgl. das Referat in: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. XXVIII, S. 412.
9. HALLEZ, Sur le développement de l'*Anguillula aceti* (Revue des sciences naturelles publiée sous la direction de E. DUBRUEIL. V. 1877).
10. GALEB, Recherches sur les Entozoaires des Insectes (Archives de zoologie expérimentale. VII.)
11. HALLEZ, Rectification à propos de la thèse du Dr. GALEB (Bulletin scientifique du département du Nord. 1879).

1. Die Dotterteilung und die Gastrula.

Der unter dem Namen *Ascaris nigrovenosa* bekannte Parasit verschiedener unserer einheimischen *Anura*, dessen Brut eben die *Rhabditis nigrovenosa* darstellt, bringt in ununterbrochener Folge Eier zur Reife, welche alsdann sofort befruchtet werden. Das befruchtete Ei besteht unmittelbar vor dem Beginne der Dotterteilung aus 1. einer resistenten Eihaut von verlängerter ellip-

soider Gestalt, 2. einer ihr dicht anliegenden zarten Dotterhaut; 3. einem Dotter, welcher die letztere in der Mitte ziemlich ausfüllt, an den Enden aber von ihr merklich absteht, und 4. einer diese Zwischenräume ausfüllenden Flüssigkeit. In dieser befinden sich an dem einen Ende oder Pole des Dotters die Richtungs- oder Polbläschen. Da ich sie jedoch während der folgenden Embryonalentwicklung jenen ihren ursprünglichen Platz verlassen und von demselben weit fortschwimmen sah, so kann ihre Lage zur Bestimmung der Stelle, wo sie aus dem Dotter austreten, oder des oberen, aboralen Dotterpoles im weiteren Verlaufe der Keimbildung nicht benutzt werden. Ferner zeigen auch die ersten Blastomeren keine regelmässigen Unterschiede der Grösse, Form und Färbung, sodaß, um ihre Schicksale von Anfang an mit Sicherheit zu verfolgen, einzelne Eier in ihrer Entwicklung ununterbrochen bis zu solchen Stufen beobachtet werden müssen, wo sie untrügliche topographische Kennzeichen besitzen, welche auch verschiedene Eier ohne Schwierigkeit mit einander vergleichen lassen. In der bildlichen Darstellung dieser Embryonalentwicklung habe ich nur die Umrisse der Blastomeren und Zellen angegeben, und zwar in schwarz, soweit sie Abkömmlinge desjenigen Blastomers bezeichnen, welches nach der ersten Dotterteilung den oberen Dotterpol trägt (*ek*), die anderen in roter Farbe (*en*).

Die erste Dotterteilung erfolgt ziemlich genau in der Mitte zwischen beiden Polen des länglichen Dotters, sodaß bald die den oberen Pol enthaltende Kugel *ek*, bald die andere *en* um ein unbedeutendes gröfser erscheint. Eine bezügliche Regel, wie sie AUERBACH (No. 3, S. 195) für *Rhabditis nigrovenosa*, NATANSON (No. 7, S. 108) allerdings nur für eine von den drei von ihm untersuchten Oxyuriden angeben, kann ich nicht bestätigen. Ebenso wenig finde ich die Reihenfolge der nächsten Teilungen beständig, indem bald *ek*, bald *en* zuerst in zwei Hälften zerfallen; das letztere sowie die darauffolgende Bildung von vier *en* vor den entsprechenden vier *ek* schien sogar häufiger vorzukommen, worauf aber die *ek*-Blastomeren regelmässig einen Vorsprung in der Vermehrung gewinnen und behalten. Abgehen von jenen Schwankungen der Reihenfolge fand ich aber eine bemerkenswerte Regelmässigkeit in den Lagebeziehungen und -veränderungen der Blastomeren während jener ersten und der folgenden Teilungen, wie eine solche bisher nicht beobachtet wurde. Schon die aus der ersten Teilung hervorgegangenen primären Blastomeren *ek* und *en* verändern alsbald ihre ursprüngliche Form und Lage, welche sie als zwei über oder neben einander liegende Kugeln erscheinen lassen (Fig. 1). Ihre aneinander stoßenden Teile drängen sich nämlich schräg an einander vorbei, sodaß die

Kugeln eine birnförmige Gestalt annehmen und ihre Grenzfläche, welche anfangs mit der Äquatorialebene des Eies zusammenfiel, sich schräg stellt (Fig. 2). Die Ebene, welche die längsten Durchmesser beider birnförmigen Blastomeren enthält, ist die künftige Medianebene des Embryo; an der Seite, wo *ek* über *en* hinübergreift, befindet sich später der Rücken, an der Stelle des oberen Dotterpoles das Schwanzende des noch gerade gestreckten Embryo. Auf diese Weise ist es bei unserem Nematoden möglich, vom ersten Anfange der Embryonalentwicklung an sich über alle künftigen Körperregionen genau zu orientieren; und ich habe dies benutzt, um an der bis gegen das Ende jener Entwicklung kontinuierlich fortlaufenden Reihe von Abbildungen stets die gleiche Ansicht des Eies, welche der linken Körperseite des Embryo bei aufwärts gekehrtem Rücken entspricht, beizubehalten. Dabei muß also anfangs *ek* vom Beschauer aus nach rechts, *en* nach links gerichtet sein.

Die zweite Teilung erfolgt senkrecht auf die Längsaxe jedes birnförmigen Blastomers, sodaß die Mittelpunkte aller vier neuen Stücke *ek* 1, *ek* 3, *en* 1, *en* 3 in die Medianebene zu liegen kommen. Ferner nehmen *en* 1 die Stelle des Kopfes, *ek* 1 diejenige des Schwanzes, *ek* 3 die Mitte des Rückens und *en* 3 diejenige der Bauchseite ein (Fig. 3—5). Aus diesen vier Blastomeren gehen durch aufeinanderfolgende Halbierungen (jede 1 in 1 und 2, jede 3 in 3 und 4) ihrer acht hervor, wobei *ek* 1—4 und *en* 1 und 2 in der Medianebene liegen bleiben, *en* 3 aber in ein rechtes und ein linkes ventrales Blastomer zerfällt, sodaß das darüberliegende *ek* 4 sich in deren dorsale Grenzfurche einkeilt (Fig. 6—8). Von dieser Entwicklungsstufe an geht die Vermehrung der Abkömmlinge von *ek* ganz entschieden schneller vor sich als diejenige der anderen Stücke. Zuerst teilen sich *ek* 1 und *ek* 4 in der Medianebene; indem dann das letztere Paar nach rechts und links auseinander rückt, überwölbt es seitlich das zwischen dasselbe hinaufrückende *en* 3 (Fig. 9), während *en* 4 zwischen das Paar *ek* 1 vordringt (Fig. 10), welches letztere aus der rein ventralen Lage rückwärts und aufwärts an den unteren Rand von *ek* 4 und das nunmehr ebenfalls in querer Richtung verdoppelte *ek* 3 hinangedrängt wird (Fig. 10, 11). Dann bilden die *ek*-Stücke bereits eine kleine Kappe über einem Teile der anderen Blastomeren: das Doppelpaar *ek* 3 und 4 setzt ein über den größeren Teil der Rückenseite ausgebreitetes Dach zusammen, ihm schließt sich jederseits *ek* 1 an und den hinteren Abschluß bildet das noch ungeteilte *ek* 2.

Mit dieser Ausbreitung der *ek*-Masse an der dorsalen und lateralen Außenseite geht eine entsprechende Umlagerung der *en*-Stücke an der Bauchseite und im Centrum oder in der Höhlung jener Kappe Hand in Hand. Indem

en 3 von der Peripherie fort und ganz ins Innere gedrängt wird, rückt *en* 2 unter ihm bis an *en* 4 vor und sinkt *en* 1, obgleich es noch die terminale Lage behält, unter das Niveau des Rückens hinab. Auf den nächsten Entwicklungsstufen wird die eben geschilderte Ausbreitung und Verschiebung der beiderlei Elemente in derselben Richtung weiter gefördert. Am schnellsten teilen und vermehren sich die dorsalen *ek* 3 und 4 in der Längs- und Querrichtung (Fig. 12, 13), wobei zwischen den beiden symmetrischen Seitenreihen einige unpaare Zellen in der dorsalen Mittellinie auftreten; darauf zerfällt auch jedes *ek* 1 in zwei hinter einander liegende Zellen, *ek* 2 endlich in zwei kleinere obere und zwei größere untere Zellen, welche letzteren während einer gewissen Periode das wirkliche Schwanzende des Embryo kennzeichnen (Fig. 13—17)*, und daher, ohne daß ihnen eine besondere Bedeutung zukäme, Schwanzzellen heißen mögen. Die vordersten Abkömmlinge von *ek* 4 überdecken in dieser Zeit schon das ganz an die Bauchseite hinabgesunkene *en* 1 von oben und seitlich (Fig. 13) und bald auch von vorn, sodaß die genannte Kappe nicht nur verlängert, sondern auch vorn abgeschlossen erscheint und dort die bleibende Aufsenschicht des embryonalen Kopfes bildet. Ihr freier Rand verläuft nun jederseits von den großen Schwanzzellen durch die doppelten *ek* 1 und die vordersten *ek* 4 ziemlich dicht über dem Niveau der Bauchfläche, welche von den hintereinander liegenden und zwischen jenen beiden Rändern nur eben noch vorschauenden *en* 1, 2, 4 gebildet wird; über den letzteren füllen zwei *en* 3 den Grund der Kappenhöhlung aus.

Weiterhin verdoppeln sich *en* 1, 2, 4 zu zwei symmetrischen Längsreihen; dann rücken Teile von *en* 1 in die Höhe von *en* 3, und diese Elemente setzen unter entsprechender Vermehrung über jenen ventralen Reihen eine zweite Schicht zusammen, welche mit relativ glatter Fläche von der sie deckenden Aufsenschicht oder den *ek*-Elementen sich abhebt. Zu gleicher Zeit schlägt sich unter fortdauernder Vermehrung dieser letzteren der Kappenrand bereits auf die Bauchseite um, sodaß die ventrale Schicht der *en*-Elemente nur noch aus dem Grunde einer länglichen Lücke der Aufsenschicht hervorsieht, welche sich in der Folge durch das Zusammenrücken ihrer beiden Seitenränder vollends schließt (Fig. 15, 21—27). Damit ist aber eine Entwicklungsstufe erreicht, von welcher aus das Vorangehende sich schon ganz bestimmt beurteilen und mit anderen Keimbildungen vergleichen läßt.

* Dies geschieht häufig in viel stärkerem Maße, als es die bezeichneten Abbildungen wiedergeben, aber weniger durch eine noch bedeutendere Größe jener beiden Schwanzzellen, als durch ein stärkeres Vordrängen derselben.

Schon vor dem völligen Schlusse jener ventralen Lücke der Aufsenschicht läßt sich die Zusammensetzung des Embryo aus zwei von einander völlig gesonderten Zellenmassen nicht verkennen. Die zweischichtig angeordneten *en*-Elemente bilden einen kompakten Kern, die epithelartig zusammengefügtten *ek*-Elemente eine sackförmige Aufsenschicht, welche jenen Kern eng umschließt, aber durch eine kontinuierliche Grenzspalte von ihm geschieden bleibt. Es bedarf daher kaum des Hinweises auf die folgende Entwicklung, um in jenem Kerne ein Entoderm, in der Aufsenschicht ein Ektoderm zu erkennen. Werfen wir einen Blick zurück auf die Entstehung dieser beiden grundlegenden Keimschichten, so treten darin drei Verhältnisse von allgemeiner Bedeutung hervor: der Ursprung des Ekto- und Entoderms von den zwei ersten Blastomeren, die eigentümlichen Beziehungen zwischen den Eipolen und den späteren Körperregionen, endlich die Art der Einschließung des Entoderms in das Ektoderm.

In Bezug auf den ersten Punkt habe ich, wie Abbildungen und Beschreibung beweisen, durch eine ununterbrochene Verfolgung der einzelnen Blastomeren in ihrer allmählichen Umbildung feststellen können, daß das gesamte Ektoderm ausschließlich aus jenem der zwei ersten Blastomeren, welches den oberen Pol trägt, also aus der oberen Dotterhälfte, das Entoderm folglich aus der unteren Dotterhälfte hervorgeht. In dieser Bedeutung der beiden Dotterhälften stimmt *Rhabditis nigrovenosa* und wohl die ganze Ordnung der Nematoden mit den schon behandelten Turbellarien und, wie noch gezeigt werden soll, auch mit den Anneliden überein. Nur erfolgt bei diesen Wurmformen die Äquatorialteilung, welche jene beiden Dotterhälften trennt, nicht zu allererst, sondern nachdem durch Meridionalteilungen bereits vier Blastomeren entstanden sind, welche Teile beider Hälften in sich vereinigen; ihre Ektoderm- und Entodermanlagen bestehen daher gleich nach der Sonderung aus mindestens je vier Blastomeren, während die Entwicklung der Nematoden mit einem ektodermalen und einem entodermalen Blastomer beginnt. Dies hat schon NATANSON für die Eier der in *Blatta* schmarotzenden Oxyuriden, aber auf sehr unsichere Merkmale hin, angenommen (No. 7, S. 111, 113, 114). Er fand die vier ersten Blastomeren so entstanden und gruppiert, wie ich es schilderte, vermochte aber deren weitere Schicksale nicht mehr unmittelbar zu verfolgen. Dagegen erschien ihm ein Paar derselben, nämlich ein endständiges und ein mittleres, welche die Hälften eines primären Blastomers darstellten, heller als das andere Paar; und da die weiter vorgeschrittenen Embryonen ebenfalls ein helleres (Kopf-) Ende und eine hellere (ventrale) Längsseite zeigten, so „könne

man augenscheinlich behaupten“, daß diese Teile von dem helleren primären Blastomer abstammten. Da ferner die hellere Bauchseite von der dunkleren Rückenschicht umwachsen, also zum Entoderm werde, so sei jenes Blastomer eben die primäre Entodermzelle, das andere die Ektodermzelle. Dieses Schlussverfahren ist aber unrichtig. Denn davon, daß jenes embryonale Kopfbende, welches zu demselben Blastomer wie die Bauchseite gehört, ebenfalls ins Entoderm hineingezogen werde, erwähnt NATANSON nichts, läßt diesen Einschluss vielmehr nur in der Mitte der Bauchseite vor sich gehen; und da hierauf das Kopfbende immer noch durch besondere Helligkeit auch seiner unzweifelhaft ektodermalen Teile auffällt (vgl. No. 7, Fig. 18, 19, 44—46), so müßten nach dem von NATANSON allein benutzten Merkmale auch diese letzteren von der hellen Entodermzelle abgeleitet werden. NATANSONS Vermutung über die Bedeutung der zwei ersten Blastomeren entspricht daher nicht seinen Beobachtungen, sondern ist trotz derselben richtig, und die Unzulänglichkeit seines Beweises fällt eben mit der Unkenntnis von den eigentümlichen Lageveränderungen der Blastomeren bei den Nematoden zusammen, wodurch allein die Beziehungen zwischen den bestimmten Regionen des Eies und des Embryo verständlich werden.

Wenn man das Ei der Nematoden so orientiert, wie es bei anderen Eiern gewöhnlich geschieht, also die Austrittsstelle der Richtungsbläschen als oberen, aboralen Dotterpol auffaßt, so kann dieser allerdings ebenso wie bei anderen Eiern als Ektodermopol bezeichnet werden, d. h. die durch ihn bestimmte obere Dotterhälfte enthält überall die Anlage des Ektoderms. Daraus ergibt sich natürlich auch die Bedeutung des unteren Dotterpoles als Entodermopol. Diese beiden Pole bezeichnen bei den Turbellarien und Anneliden zugleich die Rücken- und Bauchseite des Embryo, bei den Nematoden dagegen scheinbar das Schwanz- und Kopfbende desselben (s. o.). Auf diesen äußeren Schein hin hat denn auch NATANSON das ektodermale Blastomer die „Schwanzkugel“ genannt (No. 7, S. 108), AUERBACH die beiden ersten Blastomeren für die Anlagen je der ganzen vorderen und hinteren Körperhälfte erklärt (No. 3, S. 195). Diese missverständliche Auffassung rührt daher, daß man die Drehung der gesamten Dottermasse innerhalb der unveränderten Eihülle der Nematoden übersah und infolge dessen die Dotterpole dort fortbestehen liefs, wo sie bloß anfangs zu suchen sind, nämlich an den Endpunkten der längsten Dotteraxe, während sie als Scheitelpunkte der zugehörigen Dotter- und Keimhälften zugleich mit diesen von den Enden des ganzen Eies sich allmählich an zwei entgegengesetzte Längsseiten desselben verschieben, sodaß alsdann der Ektodermopol wie bei anderen

Würmern dem Rücken, der Entoderm pol der Bauchseite angehört. Davon überzeugt man sich leicht, wenn man die geschilderte zusammenhängende Umlagerung der ganzen ekto- und entodermalen Keimhälften sich noch einmal vergegenwärtigt, oder die Dotterpole selbst auf den verschiedenen Entwicklungsstufen verfolgt, zuerst innerhalb der Hauptaxe des Eies (Fig. 1), dann einander schräg gegenüber zwischen *ek* 1 und 3 und zwischen *en* 1 und 3 (Fig. 5), worauf zuerst der Entoderm pol zwischen *en* 2 und *en* 3,4 bis in die Mitte der betreffenden Längsseite vorrückt (Fig. 6—11), und endlich auch der Ektoderm pol zwischen *ek* 2 und 3 ihm gegenüber anlangt (Fig. 14, 15). Man kann daher wohl sagen, daß Schwanz und Kopf des Embryo sich an derjenigen Stelle innerhalb des Eies befinden, wo die Dotterpole vor der Drehung des Keimes lagen, aber nicht, daß sie an den letzteren entstehen.

Wenn somit die genaue Untersuchung eine vollständige Übereinstimmung der Nematoden und anderer Würmer hinsichtlich der Lagebeziehungen zwischen Ei und Embryo nachweist, so ist es ferner leicht zu verstehen, was die täuschende Drehung des Dotters bei den ersteren veranlaßt. Ihre feste Eihaut gestattet bei ihrer eigentümlichen Form ungehindert nur eine sogenannte Äquatorialteilung, wie diejenige des ersten Teilungsaktes, widersteht aber einer Verlängerung der beiden ersten Blastomeren in querer Richtung behufs einer sogenannten Meridionalteilung; beides, Verlängerung und Teilung, muß daher in schrägen Richtungen erfolgen (Fig. 2—5), und leitet damit die Drehung der ganzen Dottermasse um 90° ein, worin folglich nur eine äußere Anpassung der im Grunde unverändert ererbten Embryonalentwicklung der Nematoden an die besonderen Verhältnisse ihrer Eischalenbildung zu sehen ist.

Als einen dritten Punkt von allgemeiner Bedeutung nannte ich die Art der Einschließung des Entoderms. Bei *Rhabditis nigrovenosa* besteht nur eine Sterroblastula und jene Einschließung vollzieht sich ebenfalls in der kompakten Form einer Sterrogastrula. Dies schließt aber nicht aus, daß das Entoderm, welches in einer an sich unregelmäßigen, nur stets gleich wiederholten Weise sich einzusenken beginnt (Fig. 9—11), allmählich eine regelmäßige, seitlich symmetrische Lagerung seiner Zellen in zwei über einander liegenden Schichten erhält, sodaß noch während des Schlusses der ventralen Lücke des Ektoderms oder des Prostoma einerseits eine scharfe Grenze zwischen Ekto- und Entoderm in Gestalt eines spaltförmigen Zwischenraumes (Blastocoeloma) und andererseits zwischen den Entodermzellen eine mediane Spalte entsteht, welche sich zu einer wenngleich vergänglichen Urdarmhöhle erweitert (Fig. 21, 24, 26). Es erweist sich also auch bei *Rhabditis* die Ver-

schiedenheit zwischen Coelo- und Sterroblastula, wie zwischen Coelo- und Sterrogastrula nur als eine graduelle. Dies wird noch weiter bestätigt durch den Vergleich mit den entsprechenden Keimformen anderer Nematoden.

BÜTSCHLI sah bei *Cucullanus elegans* aus der Dotterteilung unmittelbar eine zweischichtige Zellenplatte (Sterroblastula) hervorgehen, deren Rand sich so umbiegt, daß daraus eine längliche kahnförmige Coelogastrula entsteht (No. 5, S. 104—106). HALLEZ beobachtete dasselbe bei *Anguillula aceti* (No. 9, S. 7). RADKEWITSCH*, NATANSON und GANIN (No. 7, S. 110; No. 8, S. 151) fanden dagegen bei *Oxyuris* und *Pelodera*, daß der Einschließung des Entoderms eine mehr oder weniger deutliche Coeloblastula vorausgehe, deren wesentliche Übereinstimmung mit der Sterroblastula von *Cucullanus* schon BÜTSCHLI hervorhob. An dieser Keimblase stülpt sich nun aber die entodermale Wand nicht, wie man hätte erwarten können, zur Bildung eines offenen Darmraumes ein, sondern wächst als solide Zellenmasse nach innen vor und verdrängt so die Keimhöhle, während eine schwache äußere Einsenkung derselben Wand als bloße Andeutung einer Gastrulahöhle alsbald verstreicht.** Angesichts des Umstandes, daß in den voranstehenden Beispielen die zweierlei Modifikationen der Blastula und Gastrula einander ohne bestimmte Regel ablösen, wird man die entsprechenden Keimformen unter sich und mit dem, was ich bei *Rhabditis* sah, im allgemeinen übereinstimmend finden. Zum Unterschiede von der letzteren fehlt jedoch den übrigen Nematoden die seitlich-symmetrische Anordnung des Entoderms während seiner Einschließung, oder ist dort übersehen worden. Ferner kann ich die Auffassung nicht teilen, daß jene Einschließung dadurch herbeigeführt werde, daß eine excessive Zellenvermehrung des Entoderms die Keimhöhle fülle, und das Ektoderm gewissermaßen nur passiv zur äußeren Keimschicht werde. Diese Darstellung von NATANSON und GANIN wird schon dadurch zweifelhaft, daß sie die bestimmten Grenzen des Ekto- und Entoderms vor und während der Gastrulabildung gar nicht kannten. Dagegen hat HALLEZ für *Anguillula* und indirekt auch für *Cucullanus* gezeigt, daß das Ektoderm der aktiv umwachsende, das Entoderm der mehr passiv umwachsene Keimteil ist (No. 9, S. 8)***; und bei *Rhabditis nigrovenosa* tritt dies noch deutlicher

* Vgl. außer No. 6 noch die von NATANSON gegebene Kopie einer Abbildung von RADKEWITSCH (No. 7, Fig. 17).

** GALEBS Angabe, daß das Entoderm der parasitischen Oxyuriden durch Delamination an der Innenfläche der Keimblase entstehe (No. 10), erweist sich somit als irrtümlich.

*** Mit HALLEZ halte ich die Vermutung BÜTSCHLIS, daß die Ausbreitung des Ektoderms nur durch Vergrößerung, nicht durch Vermehrung seiner Zellen erfolge, nicht für zutreffend.

daraus hervor, daß, während das Ektoderm durch anhaltende Zellenvermehrung sich kappenartig über das Entoderm ausbreitet, die Zellen des letzteren sich nur ganz unbedeutend vermehren und insbesondere ihre gegenseitigen Lagebeziehungen kaum verändern, also sich relativ ruhend verhalten. Den etwaigen Einwurf, daß *Oxyuris* und *Pelodera* sich darin ebenso wie in betreff der Keimhöhle von den anderen Nematoden unterscheiden könnten, kann ich aber deshalb nicht gelten lassen, weil jener bestimmte Gegensatz in der Entwicklung des Ekto- und Entoderms eine grundlegende Bedeutung nicht nur bei allen Würmern, sondern bei den Metazoen überhaupt hat, und einer solchen Tatsache gegenüber der bloße Schein in einem einzelnen Falle noch lange nicht die Möglichkeit oder gar Wahrscheinlichkeit des entgegengesetzten Verhaltens begründet.

2. Der Schluß des Prostoma und das Mesoderm.

Während der Rand der Ektodermkappe sich der Bauchseite nähert, beginnen die Entodermzellen, wie wir sahen, sich in zwei übereinanderliegende Schichten und ferner in jeder derselben in zwei seitlich symmetrische Reihen zu ordnen. Leider ist es mir wegen der sehr verlängerten Gestalt der Eier nicht möglich gewesen, jene Anordnung im optischen Querschnitte zu prüfen; die Ansichten von oben, unten und von der Seite zeigen aber um jene Zeit stets eine Doppelreihe der Entodermzellen (Fig. 15, 16, 21). An einem Punkte jedoch wird diese Symmetrie sehr bald gestört. Während nämlich der Ektodermrand sich auf die Bauchfläche des Entoderms umschlägt und so die daselbe überragenden wulstigen Lippen des länglichen Prostoma bildet, wird das Zellenpaar *en 4* aus der Doppelreihe der übrigen ventralen Entodermzellen nach unten hinausgedrängt und gelangt so zwischen jene Lippen in den hinteren Winkel des Prostoma, den die beiden großen Zellen erweitern und ausfüllen, sodaß sie nunmehr wie die hinteren Schlußzellen des wulstigen Ektodermrandes aussehen (Fig. 15, 16, 21, 22). Man muß daher, um sich vor Täuschungen zu sichern, den ganzen Vorgang an einem und demselben Ei verfolgen, was bis zu dem zuletzt beschriebenen Zustande am besten in der Seitenlage, weiterhin in der Rückenlage des Eies geschieht. Bei dieser letzteren Ansicht erkennt man nämlich, wie die beiden großen *en 4*, welche die sie seitlich umfassenden Ektodermzellen (Abkömmlinge von *ek 1*) zuerst völlig überragen, von ihnen doch wieder in dem Maße überdeckt werden, als die ganzen Seitenränder des Prostoma zur ventralen Mittellinie vorrücken (Fig. 23). Auf diese Weise

werden beide *en* 4 wieder ins Innere des Embryo eingeschlossen, wo sie aber außerhalb des zweischichtigen Gefüges des übrigen Entoderms teils unter, teils neben seinem hintersten Ende in dem durch sie erweiterten Blastocoeloma liegen. Sehr bald beginnt jedes der beiden *en* 4 oder Mesoblasten in kleinere Elemente zu zerfallen, welche jederseits sich perlschnurartig aneinanderreihen und so die zweizeilige Anlage des Mesoderms darstellen (Fig. 17, 18, 24). Das von ihm eingeschlossene centrale Entoderm ist alsdann natürlich nur noch als Enteroderm oder eigentliche Darmanlage aufzufassen.

Während der Bildung des Mesoderms vollzieht sich auch der Schluß des Prostoma. Dasselbe hat infolge der gestreckten Gestalt der Gastrula von Anfang an eine ebensolche Form und nimmt die ganze Länge der Bauchseite ein (Fig. 21—23). Indem darauf seine beiden Seitenränder gegen die ventrale Mittellinie zusammenrücken, verwandelt es sich in eine lange Spalte und zuletzt in eine mediane Naht (Fig. 25, 27). Doch erfolgt dieser Schluß nicht gleichmäßig, sondern zuerst am Hinterrande, dort, wo die Mesoblasten sich vom Entoderm ablösen, und schreitet dann gegen das Vorderende fort, wo zuletzt noch eine kleine Öffnung übrig bleibt. Dieser letzte Rest des spaltförmigen Prostoma schließt sich aber nicht, wie die übrige Naht, durch das Zusammenstoßen der beiden Längsseiten, sondern verwandelt sich durch eine konzentrische Zusammenziehung des umgebenden Ektoderms, welche sich in der radiären Stellung der betreffenden Zellen zu erkennen giebt, in ein rundes Loch (Fig. 27); und dieses bleibt, bevor es durch die fortdauernde Zusammenziehung völlig verschwindet, anscheinend länger offen, als es bei dem einfachen Spalt der Fall gewesen wäre. Dies dürfte darauf hindeuten, daß jene terminale Bildung des Prostoma einst einen längeren Bestand als bleibende vordere Darmöffnung hatte; um so mehr als sie ungefähr die Stelle bezeichnet, wo der definitive Mund durchbricht (s. u.). Als Beleg für das letztere will ich hier nur diejenigen Merkmale anführen, welche das betreffende Körperende als das vordere oder Kopfbende unzweifelhaft bezeichnen. Das entgegengesetzte Ende ist nämlich durch das vorragende Paar der großen „Schwanzzellen“ sowohl während des Schlusses des Prastoma wie auch nach demselben häufig noch zu der Zeit gekennzeichnet, wann das Entoderm am andern Ende bereits die charakteristische Anlage des Vorderdarmes zeigt (Fig. 16, 17, 21—25, 28). Es ist somit nicht einmal die ununterbrochene Beobachtung desselben Embryo nötig, um sich zu überzeugen, dass die besprochene letzte Öffnung des Prostoma am Kopfbende des Embryo liegt.

Die während der Schließung des Prostoma beobachteten Vorgänge sind in mehrfacher Hinsicht von allgemeiner Bedeutung. Einmal ist darauf Gewicht zu legen, dass die seitlich symmetrische Anordnung des embryonalen Zellenmaterials, welche durch die Fixierung der Medianebene schon von den ersten Dotterteilungen ab angelegt war, durch die Entwicklung des Entoderms in eine sogenannte bilateral-symmetrische, d. h. spiegelbildlich gleiche übergeführt wird, an welcher zu dem Gegensatze von oben und unten und zwei Seitenhälften überhaupt derjenige von vorne und hinten, also einer bestimmten rechten und linken Seite hinzukommt. Denn wenn auch schon in der Gruppierung der Blastomeren auf den früheren Stufen eine Verschiedenheit der beiden Enden des Keimes hervortritt, so sind dieselben doch, wie ich im vorigen Abschnitte zeigte, nicht identisch mit den beiden späteren Körperenden des Embryo; auch gleicht sich jene Verschiedenheit alsbald wieder aus, sodaß der Embryo unmittelbar vor der Ablösung der beiden Mesoblasten aus zwei anscheinend kongruenten Seitenhälften besteht (Fig. 14, 15). Erst mit der Sonderung des Entoderms in Meso- und Enteroderm beginnt die bleibende Verschiedenheit der beiden Körperenden, wodurch die rechte und linke Körperhälfte zu bloß spiegelbildlich gleichen werden; gegenüber jener Umbildung des Entoderms ist die zum Teil spätere Entwicklung der äußeren Merkmale des Kopf- und Schwanzendes, nämlich der endständigen Öffnung des Prostoma und der Schwanzzellen von sekundärer Bedeutung.

Es ist ferner bei *Rhabditis* die Abstammung des Mesoderms vom Entoderm und zwar vom kaudalen Ende desselben besonders deutlich zu verfolgen. Das Hinausdrängen der beiden Mesoblasten aus der Tiefe bis über den Entodermrand hinaus geschieht so schnell und präcis, daß mir eine Verwechselung mit anderen gleichzeitigen Zellenverschiebungen unmöglich erscheint, während anderseits beim Übersehen gerade dieses einen Momentes der Ursprung der beiden bereits inmitten des Prostoma liegenden Zellen nicht leicht erkannt werden kann. Ich will hinzufügen, daß ich einmal ausnahmsweise einen großen Mesoblasten anstatt des Paares antraf, ohne bestimmen zu können, ob er das ungeteilte *en* 4 oder nur ein Abkömmling desselben war; er teilte sich aber gleich darauf. Die paarige Anlage des Mesoderms ist daher immer die Regel.

Der letzte Punkt, den ich hier noch besonders hervorheben möchte, betrifft die Art, wie das Prostoma sich schließt. Es geschieht dies eben nicht durch allseitige Zusammenziehung seines Randes, sodaß die letzte

sichtbare Öffnung gewissermaßen mit dem ganzen ursprünglichen Prostoma identisch wäre, sondern es ergibt sich aus der Spalt- und Nahtbildung des letzteren, daß sein Schluß in der ganzen Länge der Bauchseite erfolgt, während die letzte runde Öffnung oder die Stelle, wo später der Mund entsteht, nur das Vorderende des ursprünglichen Prostoma ist. Man könnte daher die ganze Bauchseite im Bereiche jenes Schlusses als Prostomialfeld bezeichnen.

In betreff der Entstehung des Mesoderms stimmen meine Vorgänger darin miteinander überein, dass es vom Entoderm ausgeschieden werde; dennoch beziehen sich ihre Angaben zum Teil auf ganz verschiedene Dinge. BÜTSCHLI sagt (No. 5, Seite 108): „Das mittlere Blatt nimmt jedenfalls seinen Ursprung von einigen ganz dicht an der Mundöffnung gelegenen Zellen des inneren Blattes und wächst von hier nach dem Schwanzende hin. Dabei ist der der Einkrümmungsseite des Embryo zugewendete Teil des Blattes stets vor der anderen Seite voraus.“ Damit hat aber BÜTSCHLI ganz unzweideutig diejenige Anlage gekennzeichnet, welche nach GANINS und meinen Beobachtungen (s. u.) das vom Ektoderm abstammende Centralnervensystem darstellt, also mit dem Ento- und Mesoderm nichts zu thun hat (vergl. Figur 20). HALLEZ erkennt allerdings in einigen Zellen, welche sich von dem hinteren Ende der Entodermmasse abgelöst haben, ganz richtig die Anlage des Mesoderms; indem er aber dieses Körperende fälschlich als vorderes deutete (s. u.), verfällt er weiterhin in denselben Irrtum wie BÜTSCHLI und verwechselt das embryonale Centralnervensystem mit dem Mesoderm (No. 9, S. 9). NATANSON (No. 7, S. 115) und GANIN (No. 8, S. 155) haben das Mesoderm ventral und seitlich an der Darmanlage unzweifelhaft gesehen; nur bezieht sich ihre Beschreibung nicht auf die von mir angegebenen ersten, sondern auf weiter vorgeschrittene Bildungszustände des Mesoderms, sodaß ihnen die Mesoblasten und deren Ursprung am Schwanzende des Embryo unbekannt blieben. Überdies hat NATANSON weiterhin ebenfalls das Centralnervensystem dem Mesoderm hinzugerechnet (No. 7, S. 118).

Das Prostoma und seine Verwachsung ist eigentlich nur von BÜTSCHLI und HALLEZ an der weit offenen Coelogastrula von *Cucullanus* und *Anguillula* beobachtet worden; NATANSON und GANIN haben bei den von ihnen untersuchten Nematoden die Grenzen, innerhalb deren die Bauchwand der Blastula sich ins Innere einsenkt, und daher den Umfang des Prostoma nicht genauer bestimmt, sondern sie bloß als ventrale Bildungen bezeichnet.

Bei *Cucullanus* nimmt das Prostoma ebenso wie bei *Rhabditis* sehr bald die Gestalt eines Längsspaltens an, der zuletzt nur in einer Nath verwachsen kann; die Vermutung BÜTSCHLIS, daß ein Ende des Spaltes offen bleibe und in die definitive Mundöffnung übergehe, kann ich für *Rhabditis* wenigstens darin bestätigen, daß das zuletzt offen bleibende Ende des Prostoma die Stelle des künftigen Mundes bezeichnet. Nur könnte es sich auch bei *Cucullanus* nicht in den Mund selbst, welcher durch eine sekundäre Ektodermeinstülpung entsteht, sondern nur in eine tiefere Stelle des Darmkanales verwandeln. HALLEZ beschreibt dagegen für *Anguillula* eine mehr konzentrische Zusammenziehung des Prostoma, wobei es in eine trichterförmige Vertiefung hineingezogen und gegen das Hinterende des Embryo verschoben würde, so daß der After entweder unmittelbar aus ihm oder in seiner nächsten Nachbarschaft entstände (No. 9, S. 10 und No. 11). Ich bemerkte aber schon, daß HALLEZ die beiden Körperenden des Embryo mit einander verwechselt hat. Er kannte und zeichnete die zwei großen endständigen Ektodermzellen, welche ich die Schwanzzellen genannt habe, ganz richtig an demjenigen Körperende, wo das Mesoderm entsteht, und welches dem zusammengezogenen Prostoma gerade entgegengesetzt liegt (No. 9, Fig. 22—27). Jenes Körperende erklärte er aber für das vordere, weil er an älteren Embryonen, an denen weder die Schwanzzellen noch das Prostoma mehr sichtbar sind, die dicht am Munde befindliche Anlage des Centralnervensystems für diejenige des Mesoderms hielt (a. a. O. Fig. 29—32).^{*} Nun lassen sich aber die Schwanzzellen, wie ich zeigte, noch an dem bereits unerkennbaren Schwanzende nachweisen und NATANSON konnte dasselbe bei *Oxyuris brachyura* dadurch feststellen, daß deren Eihaut jederzeit ein stumpfes und ein spitzes Ende aufweist, also über die Identität der entsprechenden Enden des Embryo keinen Zweifel läßt. Tragen demnach die Schwanzzellen ihren Namen mit Recht, so bezeichnet eben der diametral entgegengesetzte Schluß des Prostoma das Kopfende, kann also nicht, wie HALLEZ wollte, in der Nähe des Afters gesucht werden. Endlich glaube ich auf Grund von BÜTSCHLIS und meinen Beobachtungen annehmen zu dürfen, daß auch bei *Anguillula* eine Nathbildung des Prostoma nicht wirklich fehlt, und vielleicht nur weniger kenntlich ist als bei den anderen Nematoden.

^{*} Dieser Irrtum von HALLEZ erklärt sich wohl aus einer Lücke seiner Beobachtungen, welche sich in dem großen Abstände zwischen seinen Figuren 27 und 28, 29 widerspiegelt.

3. Der Darmkanal.

Das Entoderm besteht bei den jungen Embryonen von *Rhabditis nigrovenosa* wie erwähnt aus einer ventralen und einer dorsalen Schicht von je zwei Zellenreihen. Zwischen diesen entwickelt sich während der Schließung des Prostoma eine flache Höhle, welche in der Seitenansicht nur spaltförmig, von oben und unten aber relativ breit, doch in wechselnder Ausdehnung und Form erscheint (vgl. Fig. 16, 17, 21, 24, 26, 29). Diese Höhle bleibt jedoch nur im vordersten Abschnitte oder dem Vorderdarme offen; im Mittel- und Hinterdarme rücken die Enterodermzellen in dem Maße, als mit der Streckung des ganzen Körpers auch die Darmanlage sich in die Länge zieht, wieder zusammen und bringen die frühere Lichtung zum Schwunde (Fig. 28, 32, 33). Dabei zeigt sich keine der Verlängerung des ganzen Darmes entsprechende Vermehrung und Verkleinerung seiner Zellen, sondern sie werden so hinter einander verschoben, daß nicht mehr 4, sondern nur 2—3 Zellen auf den Querschnitt des Darmes kommen, und folglich von der Seite nicht mehr zwei vollständige, durch einen Längsspalt gesonderte, sondern zwei teilweise ineinandergreifende oder unterbrochene Zellenreihen zur Ansicht kommen. Daraus erklärt sich vielleicht, daß NATANSON (a. a. O. S. 115) an diesen embryonalen Darmabschnitten der Oxyuriden nur zwei übereinander liegende, GANIN (a. a. O. S. 155) bei *Pelodera* nur zwei nebeneinander liegende Zellenreihen angiebt. Bei den Nematoden mit offener Gastralhöhle (*Cucullanus*, *Anguillula*) geht dieselbe, wie es scheint, unmittelbar in die bleibende Darmhöhle über; bei den übrigen Nematoden entwickelt sich die letztere erst später aus den spaltförmigen inneren Zwischenräumen der Zellen.

Die vordersten Enterodermzellen, welche den Vorderdarm zu bilden bestimmt sind, entfernen sich zu der Zeit, wann die Mesoblasten ins Innere des Körpers eingeschlossen werden, ganz vorübergehend von dem Vorderende des Ektoderms (Fig. 24). Sobald sie dasselbe wieder berühren, fügen sie sich mit wohlgerundeter Oberfläche zusammen und bilden in dieser regelmässigen, epithelartigen Anordnung die Wand des Vorderdarmes (Fig. 26, 28, 29). Dadurch, daß derselbe seine ovale Lichtung und die äußere Rundung behält, und seine Zellen klarer werden, sondert er sich sehr bald von dem Mitteldarme, welcher immer mehr die Gestalt eines bloßen Zellenstranges annimmt (Fig. 19, 20, 30—33). Die Einschnürung, welche sich an der Grenze beider Abschnitte zeigt, ist dieselbe, welche später den zweiten sogenannten Pharyngealbulbus nach hinten abschließt (Fig. 35, 36). Während nun die

Seitenteile des Vorderdarmes teils durch das Centralnervensystem, teils durch das Mesoderm vom Ektoderm abgedrängt werden, bleibt sein Vorderende mit dem letzteren in Verbindung (Fig. 20, 28—30). Diese Stelle liegt aber nicht am Scheitel des ursprünglichen vorderen Körperendes, sondern ein wenig darunter; denn die Abplattung desselben, in deren Mitte jene Verbindung sich zeigt, entsteht nicht senkrecht zur Körper- und Darmaxe, sondern etwas abwärts geneigt (Fig. 19). Allerdings verliert sich aber dieses Bild sehr bald dadurch, daß der untere und hintere Rand jener Abplattung während der Entwicklung des Centralnervensystems und wohl mit durch dieselbe stärker hervorgetrieben und so die schräge Endfläche ungefähr senkrecht zur Darm- und Körperaxe verschoben wird (Fig. 20, 30—32). Unter Berücksichtigung dieser Umstände muß man annehmen, daß das Centrum jener terminalen Abplattung des Ektoderms ursprünglich der ventralen Körperhälfte angehörte und soweit sich dies überhaupt bestimmen läßt, an der Stelle liegt, wo noch kurz vorher die runde Prostomaöffnung bestand (vgl. Fig. 19 u. 27). Die Abplattung ist aber nur der Anfang einer Einsenkung des Ektoderms gegen den Vorderdarm, welche erst trichterförmig, dann tief grubenförmig wird und endlich, während ihr Rand sich zur Mundöffnung zusammenzieht, an ihrem Grunde in die Vorderdarmhöhle durchbricht (Fig. 20, 30—32). Diese Stelle entspricht nun, wie leicht ersichtlich, dem Centrum der ersten Abplattung oder der letzten Prostomaöffnung, sodaß diese eben nur ganz allgemein den Ort der Mundbildung, nicht aber die Mundöffnung selbst bezeichnet, welche eine vollständige Neubildung ist. *Rhabditis nigrovenosa* zeigt also genau dieselben Erscheinungen der Mund- und Schlundbildung, wie ich sie für die Turbellerien beschrieb und erläuterte. Doch verwischt sich bei der ersteren in kurzer Zeit die Grenze zwischen der ektodermalen Einstülpung (Schlund) und dem enterodermalen Darmteile (Vorderdarm) und bei den zum Ausschlüpfen reifen Tieren erscheint der ganze vordere Darmabschnitt als eine einheitliche Bildung mit einer hinteren kugeligen und einer spindelförmigen vorderen Anschwellung (Fig. 33, 35).

Die erwähnte geneigte Abplattung des Kopfes läßt sich auch an den Abbildungen NATANSONS von den jüngsten Oxyurisembryonen wahrnehmen (No. 7, Fig. 18, 19); doch wird die Mundbildung nicht eingehender geschildert. GANIN bestreitet freilich ausdrücklich jede Beziehung zwischen der Mundbildung und dem Prostoma (a. a. O. S. 161); dies widerspricht aber meinen Beobachtungen insofern nicht, als GANIN vom Prostoma nur den mittleren Teil in ganz unbestimmten Grenzen kannte, dessen Ausdehnung bis an das

Vorderende des Körpers aber übersehen hat. Wodurch HALLEZ zu der irrigen Ansicht gelangte, daß das Prostoma zuletzt die Stelle des künftigen Afters bezeichne, wurde schon auseinandergesetzt; thatsächlich befindet sich nach seinen eigenen Abbildungen der letzte Prostomarest in der Nähe des äußersten Kopfes und nach BÜTSCHLI liegt er bei *Cucullanus* sogar vollständig am Scheitel des gleichen Körperendes. Die Ektodermeinstülpung hat HALLEZ sehr deutlich, weniger vollkommen GANIN gesehen und gezeichnet. Ich finde daher in allen diesen Beobachtungen über die Mundbildung bei den Nematoden immerhin teilweise Bestätigungen meiner Darstellung, aber keinen begründeten Widerspruch gegen dieselbe.

Über die Entstehung des Afters haben NATANSON (a. a. O. S. 141) und GANIN (a. a. O. S. 161) übereinstimmend angegeben, daß sie ebenfalls durch eine Ektodermeinstülpung erfolgt. Ich kann dies für *Rhabditis nigrovenosa* nicht bestätigen; vielmehr sah ich die Afteröffnung unmittelbar durch ein Auseinanderweichen der bereits sehr verkleinerten Ektodermzellen an der Körperoberfläche sich bilden, und das Hinterende der Darmanlage in Gestalt einer großen Enterodermzelle jener Öffnung dicht anliegen (Fig. 33). Nachdem die Entwicklung der Darmhöhle bis zu der letzteren vorgeschritten ist, findet die Verbindung beider statt (Fig. 35). Eine Entstehung des hintersten Darmendes durch eine Ektodermeinstülpung, wie es GANIN beschreibt, ist für *Rhabditis* schon deshalb unwahrscheinlich, weil es gleich nach seiner Eröffnung genau die gleichen großen und klaren Zellen enthält wie der übrige Darm, während die Ektodermzellen zur Zeit der Afterbildung, wie gesagt, schon sehr klein sind. Dennoch kann ich nicht verschweigen, daß GANINS Zeichnungen so bestimmt sind, daß sie einen Irrtum auszuschließen scheinen; es wäre daher eine bezügliche Verschiedenheit der beiderlei Nematoden nicht unmöglich.

4. Das Ektoderm (Haut und Centralnervensystem).

Wenn das Ektoderm schon bei der Einschließung des Entoderms eine besondere Thätigkeit entfaltet, so zeichnet es sich in der darauffolgenden Periode nicht weniger durch die lebhafte Verkleinerung und Vermehrung seiner Zellen und die damit verbundenen Bewegungen und Neubildungen aus. Der Embryo ist in jener Periode nicht unbedeutenden allgemeinen Formveränderungen unterworfen: einmal schwillt sein Vorderteil stark an und setzt sich dadurch gegen den schwächeren Hinterteil ab, welcher dann durch eine andauernde

Verlängerung noch schlanker aber zugleich gezwungen wird, sein Schwanzende gegen den Bauch umzuschlagen, worauf dasselbe stätig nach vorn weiterwächst (Fig. 19, 20, 30—32). Alle diese Umbildungen pflegt man auf ein allgemeines „Wachstum“ des ganzen Körpers zu beziehen, ohne sich über die ihm zu Grunde liegenden Einzelvorgänge eine besondere Rechenschaft abzulegen. Versuchen wir aber letzteres, so ist zunächst festzustellen, daß es sich bei jenen Veränderungen weniger um eine Zunahme des Körpervolumens als um bloße Umbildungen handelt; ein Vergleich der verschiedenen Entwicklungsstufen ergibt, daß der vom Embryo freigelassene Raum innerhalb der festen, unveränderlichen Eischale bis zum Ende unserer Periode nur unmerklich abgenommen haben kann. Fragen wir ferner nach den Ursachen der so augenfälligen Umformung der gesamten Embryonalmasse, so wird dabei erstens das Mesoderm außer Betracht bleiben müssen, da es bei seiner Beschränkung auf zwei anfangs ganz kurze und relative dünne Streifen unmöglich den fraglichen Einfluß ausüben kann. Auch die angeführte, sehr auffällige Umlagerung des Enteroderms vermag uns die gewünschte Erklärung nicht zu bieten, denn die Enterodermzellen lassen grade in dieser Zeit eine merkliche Vermehrung nicht erkennen, sodaß ihre Lokomotion, wenn sie eine aktive sein soll, nicht auf die mit den Teilungen verbundenen Verschiebungen, sondern lediglich auf amöboide Bewegungen zurückgeführt werden müßte, welche aber in der kompakt bleibenden Enterodermmasse anzunehmen aus mehr als einem Grunde mißlich ist. Dagegen ist eine starke Vermehrung und Größenabnahme der Ektodermzellen in der genannten Periode gar nicht zu verkennen; soweit sie dabei epithelartig gefügt bleiben — und dies gilt für den weitaus größten Teil —, folgt daraus eine selbständige Flächenausbreitung des ganzen Blattes, welche bei dem unveränderten Volumen des ganzen Körpers nur möglich ist, wenn der letztere zugleich länger und dünner wird.* Daraus ergibt sich aber, daß für diese letztere Formveränderung die aktive Thätigkeit des Ektoderms die wesentlichste, wenn auch vielleicht nicht ausschließliche Ursache ist. Anderseits stülpt sich am Vorderteile des Körpers ein Teil des Ektoderms zur Schlundhöhle ein und

* Dies läßt sich dadurch begründen, daß die Körperform unserer Embryonen, sobald man für sie einen durchschnittlichen Querdurchmesser annimmt, als Cylinder betrachtet werden können; längliche Cylinder von gleichem Volumen aber verschiedener Form (Länge und Durchmesser) haben aber eine um so größere Fläche, je länger und dann natürlich dünner sie sind. Die Anwendbarkeit dieses Satzes auf unsere Embryonen habe ich durch direkte Proben mehrfach bestätigen können.

sondert dasselbe nach innen die Anlagen des Centralnervensystems ab; und da durch diese Vorgänge die eigentümliche Aufblähung jenes vorderen Körperteiles veranlaßt wird, so stellt sich uns auch in dieser Beziehung das Ektoderm als derjenige Keimteil dar, welcher in der in Rede stehenden Embryonalperiode die Hauptrolle bei der Formbildung des ganzen Embryo spielt.

Mit dieser Bedeutung des Ektoderms fällt sein gleichzeitiges Übergewicht in physiologischer Beziehung zusammen. Schon solche Embryonen, deren Schwanzteil sich eben gegen den Bauch umgeschlagen hat, zeigen kleine Bewegungen, Biegungen und Streckungen der vorderen und hinteren Körperhälfte oder Zusammenziehungen beschränkterer Teile, z. B. der ektodermalen Auskleidung des Schlundes. Daß diesen Bewegungen eine Kontraktilität der noch wenig zahlreichen und mehr oder weniger isolierten Mesodermzellen oder der kompakten Enterodermmasse zu Grunde liege, ist weder nachzuweisen noch überhaupt wahrscheinlich. Dagegen gelingt es leicht, sich von der Kontraktionsfähigkeit des Ektoderms zur selben Zeit unmittelbar zu überzeugen. Seine Zellen sind alsdann, nur mit Ausnahme des Schwanzendes, sehr flach und daher ihre Grenzen zum Teil undeutlich geworden. An ihrer Außenseite haben sie eine kontinuierliche Cuticula abgesondert, welche aber weder mit ihrer ganzen Fläche den Zellen anhängt, noch von ihnen völlig getrennt ist: an solchen Stellen, welche sich im vollen Ruhezustande befinden, weder kontrahiert noch durch antagonistische Zusammenziehung ausgedehnt sind, sieht man das Ektoderm festonartig an die Cuticula angeheftet, zwischen den Anheftungen also von ihr abstehen (Fig. 34). Und zwar glaube ich, daß diese aus optischen Durchschnitten in der Seitenlage des Embryo gewonnenen Bilder auf quere Verbindungslinien beider Teile zu beziehen sind, welche daher in jener Lage im eigenen optischen Durchschnitte punktförmig erscheinen. Tritt nun während der Beobachtung einer solchen Hautstelle ein Kontraktion derselben ein, so nähern sich die Anheftungsstellen einander, während die Zwischenstücke bis zur Berührung mit der Cuticula anschwellen; ich glaube auch, obgleich ich es in meinen Notizen nicht angegeben finde, daß auf diese Weise bei noch stärkerer Kontraktion Vorwölbungen der angeschwollenen Ektoderm- und anliegenden Cuticulastreifen nach außen zwischen den relativ eingezogenen Anheftungslinien entstehen müssen, und daß solche Vorgänge mit den queren Runzelungen der Haut an stark kontrahierten Körperteilen identisch sind. Jedenfalls ist es aus den obigen Beobachtungen leicht zu verstehen, wie ein auf das kontraktile

Ektoderm ausgeübter Reiz, obgleich dasselbe einen einfachen häutigen Schlauch ohne besondere Befestigungen an den inneren Teilen darstellt, in ihm ganz bestimmt geordnete Zusammenziehungen und dadurch entsprechende Bewegungen des ganzen Körpers auslöst; die ersteren werden wesentlich in der Längsrichtung wirken und je nachdem sie auf den ganzen Körperumfang oder einen Teil desselben ausgedehnt sind, Verkürzungen oder Biegungen des betreffenden Körperteiles hervorrufen. Das Ektoderm erscheint daher als das aktive Bewegungsorgan des Embryo, die Cuticula als das zugehörige äußere Skelett. Erst in dem Maße, als aus dem Mesoderm sich der Hautmuskelschlauch entwickelt, tritt das Ektoderm seine lokomotorische Thätigkeit dem letzteren ab und verwandelt sich in eine bloße Intazumentbildung, die sogenannte Hypodermis. Ich kann nicht umhin, hier an die ganz analogen Bewegungserscheinungen zu erinnern, welche ich im Ektoderm der Comatulalarven beobachtet habe. (GOETTE, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der *Comatula mediterranea* im Archiv für mikroskopische Anatomie. XII. Seite 695.)

Von den besonderen aus dem Ektoderm hervorgehenden Organanlagen habe ich die Schlund- und Mundbildung schon ausführlich behandelt, die Entwicklung des Centralnervensystems aber nur gelegentlich erwähnt. Seine Anlage stellt sich namentlich in der Seitenlage des jungen Embryo sehr deutlich als Ausfüllung des Blastocoeloma des Kopftheiles dar und ist daher von BÜTSCHLI, HALLEZ und NATANSON keineswegs übersehen, aber mit der Anlage des Mesoderms verwechselt und vom Entoderm abgeleitet worden. Erst GANIN hat jene Anlage nach Entstehung und Bestimmung richtig gedeutet, wie es meine Nachuntersuchung mich gelehrt hat, deren Ergebnisse nur in einigen Einzelheiten von den Angaben GANINS abweichen.

Er fand, daß zuerst das ganze ventrale Ektoderm eine Verdickung erfährt, welche mit dem Keimstreif der Arthropoden vergleichbar, in der Mitte des Körpers sich jedoch bald wieder verliert und nur am Kopftheile des Embryo bestehen bleibe, wo sie sich auf dessen Seiten, Rücken und Vorderende fortsetze, welches letztere sodann zum Munde einsinke (No. 8, S. 158—161). Ich muß hierzu bemerken, daß mir der Zusammenhang der ähnlichen Erscheinungen bei *Rhabditis nigrovenosa* sich etwas anders darstellte. Statt einer neuentstandenen ventralen Verdickung des Ektoderms, welche allmählich auf das ganze Kopfende übergeht, am Bauche aber wieder verschwindet, sehe ich nur, daß die oben besprochene Verdünnung desselben Keimblattes am Rücken beginnt und sich erst etwas später am Bauche zeigt (vgl. Fig. 17—19),

weshalb auch jener konvex, dieser konkav erscheint, da die Rückenhaut mit der Verdünnung sich auch früher und schneller ausdehnt als die Bauchhaut, folglich auch sich stärker vorwölben muß. Die vorübergehende Verdickung des ventralen Ektoderms ist mithin keine wirkliche, sondern eine relative. Eine gleiche relative Verdickung findet sich gleichzeitig am Kopfende (Fig. 18); allerdings nimmt sie darauf etwas zu, aber nicht in der ganzen Peripherie des letzteren, sondern nur am Rande der früheren erwähnten Abplattung, während deren Innenteil vor der Einstülpung zur Schlundhöhle sich gradezu verdünnt (Fig. 19, 26, 28). Die Anlage des Schlundepithels verhält sich also in Bezug auf Verdickung ebenso wie die eigentlichen Rumpfteile des Ektoderms, und eine thatsächliche, und zwar nach innen gerichtete Verdickung erfährt das letztere nur im Umkreise des Mundes, sodaß die dadurch gekennzeichnete Anlage des Centralnervensystems nicht etwa als eine vollkommene Scheibe, welche erst sekundär vom Munde durchbohrt würde, sondern von vornherein von der Anlage des letzteren gesondert erscheint (Fig. 29). Daher kann ich auch die fernere Angabe GANINS nicht bestätigen, daß der nach innen vorspringende, eben für das Centralnervensystem bestimmte Teil jener Verdickung, indem er sich von hinten her von der äußeren Schicht (Hypodermis) ablöse, vorn noch längerer Zeit mit der Schlundwand zusammenhänge (a. a. O. S. 163, 164). Freilich zeichnet auch BÜTSCHLI einen solchen Zusammenhang bei einem schon ziemlich verlängerten Embryo von *Cucullanus* (No. 5, Fig. 8); ich halte aber die Abbildung desselben Beobachters von einem viel jüngeren Embryo von *Oxyuris Diesingii* für richtiger, wo jener Zusammenhang ganz entschieden fehlt (No. 4, S. 281, Fig. 27).

Die Form und Zusammensetzung des von der Oberhaut abgelösten Centralnervensystems beschreibt GANIN folgendermaßen. Anfangs sei irgend eine Gliederung desselben nicht nachweisbar; an Embryonen, deren umgeschlagene hintere Körperhälfte beinahe die Länge der vorderen Hälfte erreiche, ließe sich jedoch erkennen, daß der ventrale Teil der Nervenanlage aus zwei gleichen Seitensträngen bestände, der dorsale, übrigens viel längere Teil unpaar sei und beide durch lockere seitliche Zellenmassen verbunden würden (a. a. O. S. 164). Leider ist mir ein solcher Nachweis nicht geglückt. Ich glaube zwar gesehen zu haben, daß der längere ventrale und kürzere dorsale Abschnitt des Centralnervensystems sich etwas früher von dem Ektoderm ablösen, als ihre seitlichen Verbindungen; nach der Ablösung auch der letzteren schienen mir aber alle genannten Teile der Nervenanlage bis zum

Ausschlüpfen des Tieres aus der Eischale stets einen gleichartigen, wenn auch in der Breite wechselnden Ring zu bilden (Fig. 20, 29, 36). Übrigens könnte die hervorgehobene Verschiedenheit von ganz untergeordneter Bedeutung sein, indem die von GANIN bemerkte sekundäre Umbildung bei *Rhabditis* nur später und unvollkommen einträte. Das ganze ringförmige Centralnervensystem bleibt dem Vorderdarme unmittelbar vor seiner hinteren Anschwellung dicht angeschmiegt, rückt also später merklich hinter die Mundgegend zurück (Fig. 33, 35, 36). Auf Grund der Beobachtung GANINS von der paarigen Anlage der ventralen Nervenmasse ist eine Verwandlung derselben in die Ganglia lateralia, des dorsalen Teils in das Gl. dorsale (No. 8, S. 165, 166) wohl mehr als wahrscheinlich. Die Entstehung des Gl. ventrale verlegt GANIN ebenfalls in den Nervenring.

Die wichtigsten Punkte in der Entwicklung des Centralnervensystems der Nemotoden wären also folgende. Es entsteht aus einer Verdickung des Ektoderms im Umkreise des Mundes und zwar so, daß die kürzere dorsale oder präpharyngeale und die merklich längere ventrale oder postpharyngeale Masse sich früher ablösen, als die sie verbindenden Seitenteile; dies dürfte darauf hindeuten, daß nicht sowohl die genannten vier Abschnitte sich aus einem ursprünglichen Nervenringe aussonderten, sondern dieser aus der Verbindung der ersteren hervorging, welche einen getrennten Ursprung hatten. Die weitere Umbildung der ganzen Anlage macht es wahrscheinlich, daß der längste ventrale Abschnitt zu den Gl. lateralia, der dorsale zum Gl. dorsale wird.

5. Die Umbildung des Mesoderms.

Über die Veränderungen des Mesoderms, nachdem es in zwei ventral-lateralen Zellenreihen angelegt worden, habe ich nur wenige Beobachtungen anzuführen. Infolge einer andauernden Vermehrung seiner Zellen lösen sich erst einige derselben von den beiden Stammreihen ab und wandern zum Rücken hinauf, um dort zunächst dicht hinter dem Centralnervensystem das Blastocoeloma auszufüllen (Fig. 30, 31); dann rücken andere unter die ventrale Nervenmasse vor und trennen dieselbe vom Ektoderm (Fig. 32, 33). Im Anfange dieser Ausbreitung des Mesoderms bleiben seine zwei Stammreihen noch kenntlich, weiterhin verschwinden sie aber und mit ihnen die bilateral-symmetrische Anordnung des Mesoderms, welches alsdann eine mehr oder weniger gleichmäßige Schicht zwischen Darm und Oberhaut bildet (Fig. 35).

Nur eine aus ihm hervorgehende Organanlage kann ich hier noch zur Sprache bringen, es ist diejenige der Geschlechtsdrüsen, welche anfangs für beide Geschlechter gleich erscheinen. Schon GANIN erkannte diese Anlage in einer grossen, runden Zelle, welche jederseits an der Umbiegungsstelle des Körpers, also etwa in der Mitte desselben dem Ektoderm eng anliege, dann sich in das Mesoderm einsenke; der Ursprung dieser Zelle blieb aber GANIN unbekannt (No. 8, S. 159). Ich finde nun dieselbe grosse Zelle bereits mitten in dem erst aus wenigen Elementen zusammengesetzten Mesodermstreifen, sodaß mir ihre Zugehörigkeit zu demselben gar nicht zweifelhaft ist (Fig. 18—21, 32); an das Ektoderm stößt sie alsdann natürlich ebenso gut wie jede andere Zelle der perlschnurartigen Reihe, ohne jedoch irgendwie isoliert oder ausserhalb des Mesoderms zu liegen. Da sie jedoch während längerer Zeit in Form und Grösse unverändert bleibt, während die übrigen Mesodermzellen immer kleiner und daher unkenntlicher werden, erscheint sie zuletzt allerdings aus deren Verbände ausgelöst. Die weitere Entwicklung dieser einzelligen Geschlechtsdrüsenanlage habe ich nicht kontinuierlich verfolgen können; es läge daher nahe, anzunehmen, daß sie in derselben Weise wie bei anderen Nematoden erfolge (vgl. SCHNEIDER No. 2, S. 263), die erste Zelle also unter fortdauerndem Wachstume durch fortgesetzte Kernteilung sich in eine vielkernige Zelle verwandle und erst dann teile, um so mehr, als METSCHNIKOFF eine solche vielkernige aber einheitliche Protoplasmamasse als den Eierstock der eben ausgeschlüpften *Rhabditis nigrovenosa* beschrieben hat (No. 1, S. 410). Ich sah aber in den etwas vorgeschrittenen Embryonen zwei grosse Zellen an Stelle der einen liegen (Fig. 26, 33), und die daraus entstandene spindelförmige Masse bei den zum Ausschlüpfen reifen Tieren läßt unter stärkeren Linsen ganz deutlich eine Zusammensetzung aus einer und zum Teil zwei Reihen grosser, mit platten Flächen zusammengefügt einkerniger Zellen erkennen (Fig. 35). Daß diese gleich darauf zu einer Masse verschmelzen sollten, um nachher sich doch wieder zu sondern, ist mir nicht wahrscheinlich; und so muss ich behaupten, daß die eine Anfangszelle der Geschlechtsdrüsenanlage unseres Tieres durch fortgesetzte Teilungen direkt in einen Zellenstrang übergehe. Eine solche Verschiedenheit der *Rhabditis nigrovenosa* von anderen Nematoden erklärt sich wohl einfach daraus, daß ihre Geschlechtsprodukte nicht durch eine längere Zeit hindurch successiv zur Reife gelangen, sondern die ganze Geschlechtsthätigkeit bei dem ersten Reifezustande sich bekanntlich für immer erschöpft.

Tafelerklärung.

Wie im Texte angegeben (S. 60), sind in den Umrisszeichnungen alle ektodermalen Teile (*ek*) schwarz, die entodermalen (*en*) rot konturiert, das Centralnervensystem schwarz schraffiert, das Mesoderm rot schraffiert.

Tafel III.

Alle Figuren zeigen die linke Seite des Eies und des Embryo, und den oberen, ektodermalen Pol oder die Rückenseite zuerst nach rechts vom Beschauer, dann mit allmählicher Steigerung aufwärts gerichtet (S. 61, 64).

- Fig. 1. Vollendete erste Dotterteilung, am Ektodermpole zwei Richtungs- oder Polbläschen.
- Fig. 2. Verchiebung der beiden ersten Blastomeren, Einleitung des zweiten Teilungsaktes.
- Fig. 3—5. Zweiter Teilungsakt: Zuerst zerfällt das *en*-Blastomer in *en* 1 und *en* 3, dann entstehen *ek* 1 und *ek* 3.
- Fig. 6—8. Dritter Teilungsakt, wobei die *en*-Blastomeren noch den Vorsprung behalten.
- Fig. 9—11. Teilung von *ek* 4 und *ek* 1 in je zwei Seitenhälften, welche mit *ek* 2 und *ek* 3 eine Kappe über *en* 3 und *en* 4 zusammensetzen; ein Richtungsbläschen ist bis zu *en* 1 fortgewandert (Fig. 11).
- Fig. 12. Teilung der *ek* 3 und *ek* 4; die Richtungsbläschen sind bis in die Nähe des unteren Poles vorgerückt.
- Fig. 13. Jedes der Elemente *ek* 1—4 ist vervierfacht, die Ektodermkappe infolgedessen bis über *en* 1 ausgedehnt.
- Fig. 14. Der Rand der Ektodermkappe verläuft jederseits dicht über der Bauchfläche.
- Fig. 15. Derselbe Rand überragt schon die Bauchfläche und bildet dort das Prostoma; ein Paar von den *ek* 2-Elementen stellt am Hinterende die Schwanzzellen dar; der Ektodermpol befindet sich in der Nähe der Mitte des Rückens, der Entodermpol in der Mitte der Bauchseite.
- Fig. 16. Das Entoderm ist deutlich zweischichtig, ein Paar *en* 4 wird aus der unteren Schicht hinaus- und in das Hinterende des Prostoma hineingedrängt (Mesoblasten, Anlage des Mesoderms); *ek* 2 die Schwanzzellen (vgl. Fig. 21, 22).
- Fig. 17. Die beiden Mesoblasten werden vom Prostomaland wieder überdeckt und beginnen ventral und seitlich sich zu vermehren; *ek* 2 wie vorher.
- Fig. 18. Der Embryo während des Schlusses des Prostoma, *k* Kopfende, *s* Schwanzende; das Mesoderm ist jederseits durch eine Zellenreihe dargestellt, in welcher eine Zelle durch ihre Größe auffällt (Geschlechtszelle).
- Fig. 19. Das Schwanzende *s* krümmt sich bauchwärts, das Kopfende *k* ist schräg nach vorn und unten abgeplattet; seine Mitte *i* beginnt sich einzusenken; das Mesoderm wie vorher.
- Fig. 20. Ein etwas älterer Embryo; *k*, *s*, *i* wie vorher; über und unter *i* hat sich das Centralnervensystem vom Entoderm abgesondert. Die Zellenreihe des Mesoderms ist länger geworden, der Vorderdarm *v* vom Mitteldarm gesondert.

Tafel IV.

- Fig. 21. Bauchansicht des Embryo Fig. 16: Die Mesoblasten liegen im Hinterrande des lang elliptischen Prostoma und überragen die sie seitlich einfassenden Zellen x des Prostomarandes; $ek\ 2$ die Schwanzzellen, k das Kopfende.
- Fig. 22. Ansicht schräg von der Seite und vom Bauche eines gleichen Embryo: im Grunde des Prostoma wird das Entoderm sichtbar, hinten ragen aus ihm die beiden Mesoblasten hervor; k Kopfende, $ek\ 2$ Schwanzzellen.
- Fig. 23. Die nächste Entwicklungsstufe des Embryo Fig. 21 in gleicher Lage und Ansicht; die Zellen x beginnen die Mesoblasten zu überdecken; k und $ek\ 2$ wie vorher.
- Fig. 24. Ein etwas älterer Embryo in gleicher Lage, optischer Durchschnitt dicht unter der Bauchfläche; am Kopfende k entsteht ein kleiner Zwischenraum zwischen Ekto- und Entoderm, die Mesoblasten haben sich geteilt, die Schwanzzellen $ek\ 2$ sind noch kenntlich; d die Urdarmhöhle.
- Fig. 25. Ein gleicher Embryo in der Bauchansicht; das Prostoma ist spaltförmig zusammengezogen, vorn weiter als hinten; k und $ek\ 2$ wie vorher.
- Fig. 26. Optischer Durchschnitt wie in Fig. 24 von einem etwas älteren Embryo; das Kopfende k beginnt sich abzustumpfen, die Urdarmhöhle d ist erweitert, das Mesoderm jederseits in einen längeren Zellenstreifen ausgezogen, die eine Geschlechtszelle g schon verdoppelt.
- Fig. 27. Bauchansicht eines gleichen Embryo; das Prostoma ist in einer Längsnaht geschlossen bis auf das vorderste Ende, welches in ein rundes Loch verwandelt ist; k Kopfende.
- Fig. 28. Optischer Durchschnitt ähnlich wie in Fig. 24, 26; die Urdarmhöhle ist spaltförmig geworden mit Ausnahme des Vorderdarms v , k und $ek\ 2$ wie vorher.
- Fig. 29. Ein ähnlicher Durchschnitt mit noch bestehender Urdarmhöhle d , aber schon sich ablösendem Centralnervensysteme.
- Fig. 30, 31. Zwei Stufen der Schlundbildung i von der linken Seite gesehen; v Vorderdarm (vgl. Fig. 20).
- Fig. 32. Eine weitere Stufe der Embryonalbildung in gleicher Ansicht; der Hinterteil des Körpers ist bauchwärts umgeschlagen, die Schlundtasche i ist in den Vorderdarm v durchgebrochen, das Mesoderm bis zum Rücken vorgedrungen (seine Seitenteile sind fortgelassen).
- Fig. 33. Ein noch älterer Embryo, dessen umgeschlagene hintere Körperhälfte die vordere bereits an Länge erreicht; die Grenze der Schlundtasche i gegen den Vorderdarm v ist nicht mehr kenntlich, das Entoderm des Mittel- und Hinterdarms unter Schwund der Höhle in einen soliden Zellenstrang verwandelt; a Afteröffnung im Ektoderm; die Geschlechtszelle ist geteilt.
- Fig. 34. Optischer Durchschnitt der Haut in der Längsrichtung; h Hypodermis, c Cuticula.
- Fig. 35. Eine zum Ausschlüpfen reife *Rhabditis nigrovenosa*, aus der Eihaut e herausgedrückt; h Hypodermis, c ein Stück abgelöster Cuticula, m Muskelschicht, d Darm, o Ovarium, v' hinterer Bulbus des Vorderdarms, n Centralnervensystem.
- Fig. 36. Der Vorderdarm v , v' (Bulbi) mit dem ihn umschließenden Centralnervensystem n von einer jungen *Rhabditis nigrovenosa*.

III.

Über die Entwicklung der Chätopoden.

Litteraturverzeichnis.

1. MILNE-EDWARDS, Observations sur le développement des Annélides, in: Annales des sciences naturelles. 3. série. Zoologie Tome III. 1845.
2. QUATREFAGES, Sur l'embryologie des Annélides, ebenda Tome VIII. 1847.
3. — — Etudes embryogéniques. Etude sur l'embryologie des Annélides, ebenda Tome X. 1848.
4. M. MÜLLER, Über die Entwicklung und Metamorphose der Polynoen, in: MÜLLERS Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medicin 1851.
5. J. MÜLLER, s. Anmerkung im selben Archiv 1855, S. 12.
6. CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden, in: Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 19.
7. WILLEMOES-SUHM, Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere, ebenda Bd. 21.
8. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, in: Mémoires de l'Acad. Imp. des sciences de St. Pétersbourg. Tom. 16.
9. SCHENK, Die Entwicklungsvorgänge im Eichen von *Serpula* nach der künstlichen Befruchtung, in: Sitzungsberichte der Kaiserl. Akad. der Wissenschaften. Math.-naturwiss. Klasse 1874. Abth. III., Bd. 70.
10. RAJEVSKY, Bemerkungen über die Entwicklung des *Polygordius* und seiner Lovènschen Larve (russ.), in: Sitzungsberichte der kais. Gesellschaft der Freunde der Naturforschung u. s. w. an der Moskauer Universität. Bd. 10. 1873.
11. HATSCHEK, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. a. Über Entwicklungsgeschichte von *Criodrilus*. b. Über Entwicklungsgeschichte von *Polygordius*, in: Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien. I. 1878.
12. GIARD, Note sur l'embryologie de la *Salmacina Dysteri*, in: Comptes rendus 1876. I.
13. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere, in: Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. Bd. III.
14. STOSSICH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chätopoden, in: Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Math.-naturwiss. Klasse 1878. Abth. I. Bd. 77.
15. KLEINENBERG, Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoides*. Napoli 1878.

1. Die Embryonalentwicklung von *Nereis Dumerilii*.

Im Frühjahr 1880 erhielt ich auf der zoologischen Station zu Neapel eine Anzahl frisch gelegter Eier von *Nereis (Heteronereis) Dumerilii*, deren Entwicklung ich während fünf Tagen verfolgen konnte; nach diesem Zeitraume war das Untersuchungsmaterial erschöpft und weiteres leider nicht zu erlangen. Da jedoch die Larven des fünften Tages die Gröfse und Bildung hatten, wie man sie nicht selten an pelagisch gefischten Individuen antrifft, so hatte ich wenigstens die Genugthuung, gerade die jenem Larvenzustande vorausgehenden, bisher noch unvollkommen gekannten Entwicklungsstufen von marinen Chätopoden genauer untersuchen zu können.

Der Dotter jener Nereiseier bestand in der unteren Hemisphäre aus einer bläulichen, von grofsen und kleinen ölartigen Kugeln durchsetzten Masse, deren zugespitzter, über den Äquator hinausgehender Rand eine schalenförmige Vertiefung umschloß; in diese halb eingesenkt lag die feinkörnige, leicht gelbliche Substanz der oberen Hemisphäre, welche auch den Eikern und nach Ausstofsung der Polbläschen den Embryonalkern enthielt (vgl. Fig. 1). Dieser durchscheinend klare Dotter war in eine enganliegende dünne Dotterhaut eingeschlossen und in einem kleinen Abstände von der letzteren von einer dicken gallertigen Masse umgeben, welche aber in ihren optischen Eigenschaften so sehr mit dem Seewasser übereinstimmte, dafs ich sie anfangs völlig übersah, selbst nachdem es mir aufgefallen war, dafs die Eier durch die Verschiebungen des Deckglases sich nur schwer rollen liefsen. Erst als ich an den wimpernden Embryonen bemerkte, dafs sie stets innerhalb eines engen Kugelraumes rotierten, erkannte ich eine zarte Kontur des letzteren oder die Innenfläche der Gallerte, deren äufsere Grenze aber immer nur andeutungsweise sichtbar wurde. In Pikrinschwefelsäure verschwand diese Gallerte spurlos.

Nachdem die Polbläschen aus der Mitte der feinkörnigen gelblichen Substanz ausgetreten sind, zerfällt der Dotter durch eine dicht neben jenen verlaufende, also senkrechte oder meridionale Teilung in zwei Segmente (Fig. 1), von denen jedes wiederum meridional halbiert wird. Die Teilungen des zweiten Aktes erfolgen aber nicht immer in einer Ebene, sodaß die dadurch entstandenen vier Segmente teils mit spitzen, teils mit stumpfen oberen Enden versehen sind (Fig. 2); doch gleicht sich diese Unregelmäßigkeit alsbald wieder aus, und liegen alsdann die Polbläschen dicht an der Kreuzungsstelle der Teilungsfurchen (Fig. 3). Dieser obere Teilungspol wird

nun dadurch, daß die Polbläschen an ihrer Austrittsstelle liegen bleiben, noch für längere Zeit kenntlich gemacht.

Die genannten vier ersten Blastomeren des Nereiseies sind aber niemals gleich groß und zudem wechselt ihr Größenverhältnis in den verschiedenen Eiern; immerhin liegen stets zwei kleinere und zwei größere nebeneinander, jene das vordere, diese das Hinterende des künftigen Embryo bezeichnend. Ihre oberen Enden schnüren sich darauf zu vier kleineren Blastomeren ab, welche bereits als Anlage des Ektoderms von den vier größeren unteren Entodermzellen unterschieden werden können (Fig. 4). Die ersteren bestehen durchweg aus dem feinkörnigen Protoplasma, die Entodermzellen dagegen enthalten solches nur in ihren oberen Teilen*, im übrigen die bläuliche Substanz mit den ölartigen Kugeln. Sowohl das Ektoderm wie das Entoderm wiederholen bezüglich der Größe ihrer Zellen das Verhältnis der vier ersten Blastomeren.

Die nächste Teilung betrifft die größte Entodermzelle, deren obere Hälfte sich zu einer Zelle abschnürt (Fig. 5), welche durch Größe und Aussehen sich von den angrenzenden Ektodermzellen anfangs unterscheidet, aber sehr bald dadurch sich ihnen eng anschließt, daß sie ganz in ihr Niveau an die Kugeloberfläche rückt und ihre Masse sich ebenfalls in feinkörniges Protoplasma mit einem Stich ins Gelbliche verwandelt (Fig. 6, 7). Diese Zelle ist bis in die eigentliche Larvenzeit das einzige Teilungsprodukt des Entoderms und enthält das ganze Material für das Mesoderm; durch die Absonderung dieses Mesoblasten vom Entoderm wird der Rest desselben, nämlich immer noch zwei größere und zwei kleinere Zellen, zum Enteroderm. In diesem fließen die hellen stark lichtbrechenden Tropfen in jeder Zelle allmählich zu einer größeren Kugel zusammen, worauf auch die bläuliche Färbung des Zellkörpers verblasst (Fig. 7 und flg.).

Die schon erwähnte Unregelmäßigkeit in den Größenverhältnissen der vier Ektoderm- und vier Entodermzellen und die einseitige Entstehung des Mesoblasten gestatten es nicht, an ihrem Gefüge eine ganz bestimmte bilaterale Symmetrie nachzuweisen. Dies wird erst dadurch möglich, daß der Mesoblast sich symmetrisch zwischen die beiden größeren Enterodermzellen und die zwei größeren Ektodermzellen verschiebt (Fig. 6) und alsdann in ganz bestimmter Weise das Hinterende des Embryo bezeichnet. Eine durch die Mitte des Meso-

* Dies ist in den Abbildungen deshalb nicht zu erkennen, weil die dahinter liegende bläuliche Substanz durchscheint.

blasten gelegte Meridianebene scheidet als echte Medianebene die rechte und linke Körperhälfte, von denen jede eine kleine vordere und eine größere hintere Ekto- und Entodermzelle und eine Hälfte des Mesoblasten einschließt.

Die weitere Entwicklung wird zunächst vom Ektoderm ausgeführt. Seine Zellen teilen sich und bilden dabei eine immer weiter über das Entoderm sich ausbreitende und verdünnende Kappe (Fig. 6—8). Doch tritt diese Verdünnung in der vorderen Ektodermhälfte stärker hervor als in der hinteren, wo die unmittelbar vor dem Mesoblast liegenden Ektodermzellen noch längere Zeit eine ansehnliche GröÙe behalten (Fig. 8, 9). Bei jener Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm schiebt der Hinterrand des letzteren den Mesoblast vor sich her, bis die Umwachsung den Äquator merklich überschritten hat; dann wird der Mesoblast nach innen unter die beiden größeren Entodermzellen gedrängt und von den hintersten Ektodermzellen überdeckt (Fig. 8—10). Während dieser Bildung einer Sterrogastrula wird die bilaterale Symmetrie des Embryo durch die Form und Lage des sich zusammenziehenden Prostoma vervollständigt, obgleich die äußere Kugelgestalt des ersteren noch erhalten bleibt. Sobald nämlich der Ektodermrand sich unter dem Äquator zusammenzuziehen beginnt, erscheint das von ihm umschriebene Prostoma als eine längliche Lücke, deren Hauptaxe in die Medianebene fällt (vgl. Fig. 8), und welche sich von hinten her schließt (Fig. 13), sodaß ihr letzter Rest in Form eines kleinen runden Loches nicht in der Mitte der unteren Hemisphäre oder am unteren Eipole, sondern vor demselben liegt (Fig. 9). Dies läßt sich an optischen Mediandurchschnitten unschwer erkennen, indem man an den Polbläschen oder dem darunter liegenden Durchschnittspunkte der entodermalen Teilungsebenen zunächst den oberen Eipol, und dann diesem diametral gegenüber den unteren Eipol bestimmt. Die Scheitelaxe, welche beide Pole verbindet, fällt anfangs mitten in die Prostomaöffnung, dann in deren hintere Hälfte und zuletzt hinter dieselbe (vgl. Fig. 7—9), was bei der gestreckten Form des Prostoma eben nur die Bedeutung haben kann, daß dieses in dem größten Teile seiner Länge und zwar von hinten her sich in der Medianebene schließt (Prostomiallinie), sodaß zuletzt nur sein vorderstes Ende offen bleibt. Allerdings schließt sich endlich auch dieses letztere, doch nicht so vollkommen, daß nicht seine Stelle kenntlich bliebe (s. u.).

Während dieser Schließung des Prostoma hat sich der unpaare Mesoblast in zwei Zellen geteilt (Fig. 10, 11), welche symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene zwischen Ekto- und Entoderm, also in dem spalt-

förmigen Blastocoeloma, und zwar in der Nähe des Hinterendes der Prostomiallinie liegen. Sobald die Prostomaöffnung völlig verschwunden ist, beginnen beide Mesoblasten sich zu teilen und fortdauernd neue Zellen zu bilden, welche nach vorn vordringend jederseits einen sagittalen Zellenstrang zusammensetzen (Fig. 14, 15). Dann erscheint auch an dem noch immer kugeligen Embryo das erste eigentliche Larvengebilde, der präorale Wimperkranz. Er entwickelt sich in einem dem Äquator sehr nahestehenden größten Kreise auf einer wulstig nach außen vortretenden Zellenreihe des Ektoderms (Fig. 14). Jede dieser verdickten Zellen enthält im Innern einige rote Pigmentkörner und trägt mehrere Wimpern (Fig. 12); bei Behandlung mit Karminlösungen bleiben diese Zellen ungefärbt. Die Wimpern durchsetzen die den Zellen dicht anliegende Dotterhaut, wie dies von anderen Chätopoden längst bekannt ist; an der lebenden Nereislarve läßt sich dies um so leichter bestätigen, als das Ektoderm unmittelbar unter dem Wimperkranz etwas eingezogen ist und die Dotterhaut über diese Furche glatt ausgespannt, von den Zellen abgehoben erscheint (Fig. 14).

Wenn man die Mediandurchschnitte solcher und jüngerer Embryonen mit einander vergleicht, so überzeugt man sich, daß der Wimperkranz an der Vorderseite dicht über der Stelle liegt, wo die letzte Öffnung des Prostoma bestand (vgl. Fig. 9 und 14); und bei genauerer Untersuchung von Äquatorialdurchschnitten zeigt es sich, daß die Ektodermzellen an jener Stelle nicht in ihrer ganzen Dicke zusammenschließen, sondern zwei wulstig vortretende Lippen sich nur mit ihren konvexen Flächen berühren, worin die letzte Spur des Prostomarandes nicht zu verkennen ist (Fig. 12). Diese Ektodermstelle mit ihrer nächsten Umgebung sinkt nun bald darauf zu einer Grube ein, welche nach innen gegen die Entodermzellen gerichtet die Anlage des Schlundes und mit ihrem äußeren, sich schnell zusammenziehenden Rande den Mund darstellt (Fig. 15). Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß die letzte Öffnung oder das eigentliche Vorderende des Prostoma im Grunde des Schlundes zu suchen ist, und daher genau die Lage des bleibenden Mundes bestimmt.

Da der Wimperkranz, wie erwähnt, mit dem Äquator des Eies beinahe zusammenfällt, so teilt er dasselbe in eine obere und eine untere Hemisphäre, von denen die erstere den Vorderkopf, die andere den ganzen übrigen Körper des künftigen Wurmes umfaßt. Berücksichtigt man aber, daß die Mesodermstreifen die untere Hemisphäre vom Munde an bis gegen den hinteren Rand durchziehen, und wie schon die allernächsten Entwicklungs-

stufen lehren, in ihrer ganzen Ausdehnung lediglich die Bauchseite zwischen sich fassen, so wäre die Anlage der dorsalen Teile des Rumpfes in dem kugeligen Embryo auf die außerordentlich kleine Strecke zwischen dem hinteren Ende der Mesodermstreifen und dem Wimperkranze beschränkt (Fig. 14, 15). Und wie sehr diese Auffassung begründet ist, lehrt die folgende Entwicklung. Die untere Hemisphäre des kugeligen Embryo wird nämlich allmählich in einen stumpfen Kegel ausgezogen, wobei ähnlich wie bei der allgemeinen Formveränderung der Embryonen von *Rhabditis* (S. 75) eine entsprechende Ausdehnung des Ektoderms die Hauptrolle spielt. Es beteiligen sich aber daran nicht alle seine Abschnitte in gleicher Weise, sondern die durch die Mesodermstreifen bezeichnete Bauchseite bleibt in ihrer Länge und Dicke ziemlich unverändert, während wesentlich nur jener dahinterliegende kleinste Teil sich rasch verdünnt und ausbreitet (Fig. 15, 16). Auf diese Weise bildet er zuletzt eine ganze Hälfte des Kegelmantels und verdrängt den ventralen Abschnitt völlig in die andere Kegelhälfte, stellt sich ihm also als dorsaler Abschnitt gegenüber. Der kegelförmige Rumpf der Larve wächst demnach vom präoralen Wimperkranze aus nicht gerade abwärts, sondern zuerst schief nach hinten und unten hervor, um erst allmählich eine auf die Ebene des Wimperkranzes senkrechte Axe zu erhalten; und seine Spitze oder das Hinterende des Körpers entsteht nicht dem Scheitel der oberen Hemisphäre gerade gegenüber oder ungefähr am unteren Eipole, sondern weit dahinter. Die beste Bestätigung dafür liefert die von RAJEVSKI (No. 10) beschriebene junge *Polygordius*larve, an deren flach konvexer unterer Hemisphäre der After sich ungefähr in horizontaler Richtung dem Munde gegenüber befindet und der Darm folglich wesentlich in derselben Richtung verläuft (Fig. 18).

Sobald die Kegelform des Rumpfes vollendet ist, fehlt nur noch ein zweiter (analer) Wimperkranz um sein verjüngtes Ende, um die wohlbekannte sogen. telotroche Larvenform vollständig zu machen (Fig. 19, 20). Über diese Entwicklungsstufe hinaus sind meine Untersuchungen nicht gegangen; doch bleiben noch mehrere Vorgänge und Erscheinungen der bis dahin durchlaufenen Entwicklung der einzelnen Teile zu besprechen.

Die erste Veränderung des Enteroderms besteht darin, daß hinter den zwei größeren Zellen, in der Rückenhälfte des Rumpfkegels, eine unpaare mediane von derselben Beschaffenheit wie jene, nur ohne eine Ölkugel auftritt (Fig. 16, 17). Obgleich sie nach Aussehen und GröÙe nur von einer jener ersteren Zellen abgeleitet werden kann, ist es mir nicht gelungen, diesen

Ursprung unmittelbar zu erkennen. Ungefähr zur selben Zeit erscheinen an der Bauchseite vom Schlunde rückwärts eine Anzahl mittelgroßer Zellen, welche sich zu einem dicken Strang zwischen dem ventralen Ektoderm und den großen Ektodermzellen vereinigen (Fig. 16); dieser Strang verschmilzt vorn mit dem Grunde der SchlundEinstülpung, hinten mit dem Ektoderm des äußersten Körperendes und umschließt in dem letzten von mir gesehenen Stadium einen engen Kanal, welcher mit dem Schlunde kommuniziert und hinten sich nach außen öffnet (Fig. 20). Es ist der Darm mit dem After, welcher letztere also von der letzten im Schlunde zu suchenden Prostomaöffnung weit entfernt entsteht. Daß die genannte Zellenmasse des Darmes sich von den großen Enterodermzellen ablöst, darf als unzweifelhaft angenommen werden, weil die letzteren gleichzeitig kleiner werden und anderseits weder das Ekto- noch das Mesoderm alsdann noch so große Zellen besitzen, als es die Darmzellen anfangs sind. Die Größenabnahme jener fünf großen Enterodermzellen dauert übrigens fort, wobei sie vom Darne und den sich ausbreitenden mesodermalen Bildungen allmählich in den Kopf hineingedrängt werden; dort bleiben sie an den großen Ölkugeln noch lange auch an der lebenden Larve kenntlich (Fig. 19, 20). Obgleich ich aber ihren völligen Schwund nicht feststellen konnte, halte ich es doch, schon wegen dieser ihrer letzten Lage für mehr als wahrscheinlich, daß sie sich an keiner bleibenden Bildung weiter beteiligen, sondern, nachdem sie die Darmzellen abgesondert, als eine Art von Nahrungsdotter resorbiert und verbraucht werden.

Von den beschriebenen Mesodermsträngen, deren Zellen sich andauernd vermehren und verkleinern, löst sich eine Anzahl derselben ab, um in dünner lockerer Schicht die Seitenteile des Enteroderms zu überziehen. Eine weitere Entwicklung dieser Schicht, welche die Grundlage der mesodermalen Segmente darstellt, war an meinen Larven nicht zu erkennen. Einige der abgelösten Zellen umspinnen, nachdem sie spindelförmig ausgezogen, den Schlund (Fig. 20), und mögen als kontraktile Elemente dessen deutliche Schluckbewegungen ausführen oder wenigstens unterstützen. — Die Hauptmasse der ursprünglichen Mesodermstränge verwandelt sich aber jederseits in drei hintereinanderliegende rundliche Ballen, welche dicht über der Bauchseite und auswärts vom Darne dem Ektoderm eng anliegen (Fig. 16). Ihre peripherischen Zellen ordnen sich darauf hautartig an, während im Innern sich je 3—4 dünne und glänzende Stäbchen zeigen, welche von innen nach außen und hinten konvergieren (Fig. 17). Dies sind die Anlagen der Borsten-

bündel in den geschlossenen mesodermalen Borstensäckchen, welche letzteren also von allen segmentalen Bildungen und allen mesodermalen Organen zuerst entstehen und ihre Vollendung erreichen, und zwar gleichzeitig in drei Paaren. Die äußeren Borstenenden wachsen sehr schnell, durchbohren die Wand des Säckchens und das Ektoderm, und treten alsdann je in einem schief nach hinten gerichteten divergierenden Bündel frei hervor (Fig. 19, 20). Jede dieser Borsten trägt in der Mitte ihrer Länge ein Paar kurze Seitenzweige. Daß die Borsten jedes Bündels mit ihren im Borstensäckchen eingeschlossenen Wurzelabschnitten bis zum Durchtritte durch die Haut konvergieren, ist von nicht geringer Bedeutung für die von der Larve so häufig zum Zwecke des Steuerns und der Verteidigung ausgeführten Bewegungen der Borsten; denn auch geringe Verschiebungen der Borstenwurzeln durch Zusammenziehungen des ganzen Säckchens müssen sehr ausgiebige Spreizbewegungen der langen äußeren Hebelarme der Borsten hervorrufen.

Die Bedeutung, welche diese ersten Borstenbündel gerade für das Larvenleben haben, erklärt aber auch den zeitlichen Vorrang, den sie in der Entwicklung vor allen anderen mesodermalen Bildungen gewonnen haben.

Das Ektoderm endlich erzeugt in der besprochenen Larvenperiode außer dem Munde und Schlunde noch die Anlagen des Centralnervensystems und der Sinnesorgane. Um die Zeit, wann die untere Hemisphäre des Embryo kegelförmig auszuwachsen beginnt, zeigt sich an der oberen Hemisphäre (Scheitelfeld HATSCHEK) eine Verdickung des Ektoderms in Form eines gegen den Mund hin exzentrischen Schildes, welcher sich zuletzt ziemlich scharf von der Umgebung abgrenzt (Fig. 16, 17, 19). Am Seitenrande dieser Scheitelplatte oder der Hirnanlage entsteht jederseits ein einfaches Auge von der Zusammensetzung, wie ich es von *Stylochopsis pilidium* beschrieb, und daneben erhebt sich ein kurzer, gabeliger Fortsatz des Ektoderms, der wohl nur als Fühler zu deuten sein wird (Fig. 17). Es verdient aber bemerkt zu werden, daß die Dotterhaut, welche, sowie mit dem ganzen übrigen Ektoderm, auch mit der Scheitelplatte verschmilzt, über den eben erwähnten Sinnesorganen sich gewölbeartig abhebt; und da eine nachträgliche Anlagerung derselben an die noch weiter entwickelten Fühler nicht anzunehmen ist, so ist es wahrscheinlich, daß jene abgehobenen Teile der Dotterhaut später atrophieren und schwinden.

Eine zweite Nervenanlage entsteht in der unteren Hemisphäre oder im Rumpfteile des Embryo. Während sich derselbe kegelförmig auszieht, wird, wie ich hervorhob, nur der dorsale Abschnitt seines Ektoderms verdünnt und aus-

gedehnt; die Zellen seines ventralen Abschnittes behalten zunächst ihren früheren ansehnlichen Durchmesser und bilden daher an der Bauchseite eine dicke Ektodermplatte, welche sich gegen die Mittellinie zusammenzieht und dann die gegen das übrige Ektoderm merklich abgesetzte Anlage des Bauchmarks darstellt (Fig. 16, 19). Die weitere Entwicklung dieser Anlage sowie der Scheitelplatte (Hirn) erfolgt in älteren Larven, als sie mir zur Untersuchung vorlagen. Immerhin verdient jene erste Entwicklungsstufe des Centralnervensystems von *Nereis* eine besondere Beachtung, weil seine beiden Teile, Hirn und Bauchmark, wie ich an optischen Durchschnitten mit Sicherheit glaube erkannt zu haben, getrennt im Ektoderm angelegt werden, wie dies KLEINENBERG zuerst an den Embryonen von *Lumbricus* nachgewiesen hat (No. 15, S. 35 und fig.).

2. Zur Entwicklungsgeschichte von *Spirorbis nautiloides*.

STOSSICH hat über die Entwicklung von *Serpula uncinata* und *glomerata* Beobachtungen angestellt (No. 14), welche, so sehr sie von den älteren Angaben über Chätopodenentwicklung abweichen, dennoch auf eine besondere Beachtung Anspruch machen konnten, weil bisher nur sie allein eine anscheinend lückenlose embryonale Entwicklungsweise eines polychäten Wurmes lieferten. Ich beschloß daher, dieselbe wenn möglich ebenfalls an einer *Serpulide* zu prüfen und wählte dazu die in der Ostsee häufige *Spirorbis nautiloides*, welche ich durch Vermittelung des Herrn Prof. MÖBIUS, dem ich hierfür nochmals danke, aus Kiel erhielt. Die Untersuchung der Entwicklung dieser kleinen Würmer hat aber mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Die Eier werden in geringer Zahl innerhalb der Kalkgehäuse abgelegt, sodaß es vom Zufalle abhängt, welche Entwicklungsstufen man gerade antrifft, während die weitere Aufzucht der aus ihren natürlichen Verhältnissen herausgerissenen Eier mißlingt. Dazu kommt, daß dieselben wegen ihrer Undurchsichtigkeit zur Untersuchung im lebenden Zustande wenig geeignet sind, also umständlich präpariert werden müssen. Diese Umstände erklären es aber auch, warum ich mir nur einige wenige Entwicklungsstufen der *Spirorbis nautiloides* zur Beobachtung verschaffen konnte, welche aber immerhin einige beachtenswerte Thatsachen lieferten.

Die Dotterteilung unseres Wurmes ist eine ungleichmäßige, wie es schon WILLEMOES-SUHM angab (No. 7); statt der von demselben angeführten Umwachsung der grobzelligen entodermalen Masse durch das kleinzellige Ektoderm (Sterrogastrula) fand ich aber eine echte Coelogastrula. Der eingestülpte

Entodermschlauch besteht aus einer einfachen Zellschicht, nur an dem vom Prostoma am meisten entfernten Ende lag eine Zelle außerhalb der Schicht zwischen dieser und dem Ektoderm, genau so wie die Mesoblasten von *Nereis* (Fig. 21). An einer etwas weiter entwickelten Gastrula war die bilaterale Symmetrie derselben bereits deutlich ausgeprägt: sie hatte sich parallel zur Prostomialseite zu strecken begonnen, das verengte Prostoma lag in der Nähe des einen Körperendes und die Darmhöhle hatte sich nach dem andern Ende erweitert (Fig. 22). Dort war zwischen Ekto- und Entoderm wieder eine Zelle zu sehen, welche sich aber nunmehr durch ihre vollkommene Durchsichtigkeit von allen anderen Zellen auszeichnete.

Die vierte von mir beobachtete Embryonalform stimmte bereits im wesentlichen mit solchen Larven überein, welche die Dotterhaut eben verlassen hatten und frei umherschwammen (Fig. 23). Der Körper war merklich schmaler aber länger geworden, das Prostoma verschwunden und das Entoderm zu einem dichten Zellenklumpen zusammengezogen; an dem einen Körperende erscheinen zwei Augenflecke und hinter dem dadurch bezeichneten Scheitelfelde bildet sich ein querer Wulst, welcher als Anlage des Kragens zum Teil lappenförmig auswächst. Optische Durchschnitte solcher Larven zeigten das Ektoderm am Scheitel verdickt (Scheitelplatte, Hirn) und dicht vor dem lappenförmigen Kragen trichterförmig eingestülpt, worin die Anlage des Schlundes und Mundes nicht zu verkennen ist, um so mehr als unmittelbar davor an noch lebenden Larven der schon von WILLEMOES-SUHM erwähnte präorale Wimperkranz zu sehen war. Die kompakte dunkle Masse des Entoderms berührte nur das Ende des Schlundes und das dorsale Ektoderm; an ihrem Hinterende befand sich eine rundliche Masse von der gleichen Durchsichtigkeit wie die vorhin beschriebene einzelne Zelle und gleich dieser zwischen das Ektoderm und die dunkle Entodermmasse eingeklemmt. Noch ältere Entwicklungsstufen habe ich nicht zu Gesicht bekommen.

Mag man nun über die genannten durchsichtigen Körper in den Embryonen und Larven unserer *Spirorbis* denken, wie man will, sie für eigentliche Mesodermanlagen halten, wofür ihre Lage spräche, oder ihnen eine solche Bedeutung wegen ihres eigentümlichen Aussehens absprechen: immerhin wird ihre Identität in den verschiedenen Entwicklungsstufen nicht wohl bezweifelt werden können, da es außer dem Ektoderm und dem ebenso unverkennbaren Entoderm gar keine anderen mit einander vergleichbaren Teile in den verschiedenen Stadien giebt. Dann ist es aber auch auf den ersten Blick ersichtlich, daß die helle Zelle der Gastrula das künftige Afterende des Wurmes,

und das zusammengezogene Prostoma genau die Stelle bezeichnet, wo nach seinem, wahrscheinlich durch die Rückbildung der Darmhöhle bedingten Schlusse das Ektoderm zum Schlunde und Munde einsinkt. *Spirorbis nautiloides* verhält sich also hinsichtlich der Beziehungen des Prostoma zum definitiven Munde gerade so wie *Nereis*.

Schließlich muß ich noch besonders hervorheben, daß die Dotterhaut der *Spirorbis nautiloides* nicht mit dem Ektoderm verwächst, sondern von der ausschlüpfenden Larve zurückgelassen wird.

3. Vergleichende Bemerkungen.

Obgleich die bisherigen Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Polychäten sich nur mehr auf die äußeren Erscheinungen beschränkten, so läßt sich doch aus einem Vergleiche aller bezüglichen Arbeiten von Sars an bis auf die neueste Zeit feststellen, daß jene Würmer in ihren ersten Entwicklungsstufen wesentlich übereinstimmen. Die Dotterteilung wird für ganze Reihen von Gattungen und Arten als eine ungleichmäßige geschildert, indem die Blastomeren der einen (unteren) Keimhälfte merklich größer erscheinen als die übrigen (M. EDWARDS, QUATREFAGES, CLAPARÈDE-METSCHNIKOFF, WILLEMOES-SUHM No. 1—3, 6, 7); eine völlige Gleichheit der ersten Blastomeren wird nur für *Terebellides Strömii* (WILLEMOES-SUHM) und für *Serpula uncinata* (STOSSICH, No. 14) behauptet, wogegen aber SCHENK gerade von dem letzteren Tiere ungleiche Blastomeren beschreibt (No. 9), sodaß jene Ausnahmen nicht einmal sicher erscheinen.

Ebenso allgemein läßt sich bei den Polychäten die Gastrulabildung nachweisen. Eine Coelogastrula ist allerdings nur von *Salmacina* (GIARD, No. 12), *Serpula* (STOSSICH, No. 14) und der von mir untersuchten *Spirorbis* bekannt geworden; in den zahlreichen anderen Fällen ist aber die Bildung einer Sterrogastrula entweder direkt beobachtet (CLAPARÈDE-METSCHNIKOFF, No. 6; WILLEMOES-SUHM, No. 7; ich) oder doch aus den Abbildungen leicht zu erschließen, so bei M. EDWARDS, QUATREFAGES u. a. Die betreffende Embryonalbildung von *Spirorbis nautiloides* kann zudem als ein vermittelndes Glied der beiden Gastrulaformen gelten, weil dort der offene Darm und das Prostoma der Coelogastrula nicht direkt in den Darmkanal der Larve übergehen, sondern der erstere sich vom Ektoderm ablöst und zu einer dichten Masse innerhalb des völlig geschlossenen Ektoderms zusammenzieht; denn dadurch verwandelt sich die ursprüngliche Coelogastrula in eine Bildung, welche vollkommen einer fertigen Sterrogastrula entspricht.

Die Thatsache, daß in den Embryonen mancher Polychäten die Dotterhaut mit dem Ektoderm verschmilzt, kann eine besondere Bedeutung nicht beanspruchen. Denn einmal ist diese Erscheinung auch innerhalb enger Gruppen unbeständig — bei *Sabella* vorhanden, bei *Dasychone* nicht (QUATREFAGES, CLAPARÈDE-METSCHNIKOFF), bei *Serpula* vorhanden (STOSSICH), bei *Spirorbis* wieder nicht (PAGENSTECHER, CLAPARÈDE-METSCHNIKOFF, ich); woraus es sehr wahrscheinlich wird, daß die Verbindung der Dotterhaut mit dem Ektoderm in der morphologischen Entwicklung keine Rolle spielt. Ferner habe ich an den Embryonen von *Nereis* gefunden, daß jene Verbindung nicht die ganze Dotterhaut betrifft, sondern Teile derselben im Bereiche der SchlundEinstülpung und der Sinnesorgane davon ausgeschlossen bleiben und wahrscheinlich allmählich verloren gehen. Dies läßt aber vermuten, daß die Dotterhaut auch dort, wo sie mit dem Ektoderm verschmilzt und alsbald unkenntlich wird, sich nicht dauernd erhält, sondern ebenfalls allmählich schwindet. — Von keinem größeren Belang für die weitere Entwicklung ist eine andere Verschiedenheit des Ektoderms der Polychäten, nämlich die wechselnde Art der Bewimperung, welche bald als totale, bald in Form von Wimperkränzen auftritt, und zwar oft in nahverwandten Arten (*Serpula*, *Spirorbis*) in dieser Weise wechselt, bei *Terebella* sogar den unmittelbaren Übergang eines vollständigen Wimperkleides in eine Anzahl getrennter Wimperreifen an einem und demselben Embryo aufweist (No. 1). Ebenso wissen wir durch die Untersuchungen von CLAPARÈDE-METSCHNIKOFF, daß die Wimperreifen der Chätopoden durch ihre besondere Verteilung und Anordnung am Larvenkörper durchaus nicht in der Weise bezeichnend für die einzelnen Abteilungen sind, wie es J. MÜLLER angenommen hat (No. 5). Doch ist nicht zu verkennen, daß unter diesen im ganzen wenig beständigen Larvenorganen einzelne durch sehr weite Verbreitung eine größere Bedeutung gewinnen, nämlich der prä- und postorale, sowie der anale Wimperreif. HATSCHKE zeigte, daß die beiden ersteren, welche den Mund umsäumen und im übrigen Verlaufe dicht zusammenrücken, sich noch bei *Criodrilus* in Form einer vom Munde ausgehenden Wimperrinne erhalten haben, deren Unterbrechung am Rücken darauf zurückzuführen ist, daß jene Wimperreifen auch bei *Polygordius* und vielleicht ganz allgemein in ähnlicher Weise angelegt sind und erst nachträglich sich am Rücken schließen (No. 11). Ich muß aber hinzufügen, daß von diesen beiden oralen Wimperkränzen der vordere nicht selten, so z. B. bei *Nereis*, allein vorhanden ist und bei einer umfassenden, über den Kreis der Chätopoden hinausgehenden Vergleichung, worauf ich hier noch nicht eingehen kann, jedenfalls die Hauptrolle spielt.

Über die Entwicklungserscheinungen, welche sich an die Gastrulabildung der Polychäten unmittelbar anschließen, die Umbildung des Prostoma und die Entstehung des Mundes, ist bisher nur wenig mitgeteilt worden, und dieses steht im vollen Widerspruch zu dem, was ich an *Nereis* und *Spirorbis* gefunden. Nach GIARD (No. 12) schließt sich das Prostoma von *Salmacina* an dem unteren Pole des etwas verlängerten Embryo, folglich in der Nähe der Stelle, wo später der definitive After entsteht. Wir erfahren aber nicht, woran die Identität des unteren Poles, des Ortes der letzten Prostomaöffnung und der Afterbildung erkannt wurde; namentlich da von solchen Merkmalen bestimmter Körperregionen wie Scheitelschopf, Augen, Wimperkranz noch gar nicht die Rede sein konnte. Andererseits ist es GIARD ebenso wie seinen Vorgängern und Nachfolgern entgangen, daß das Prostoma nur scheinbar in einem Punkte, in der Tat aber ungleichzeitig sich in einer Linie (Prostomiallinie) schließt, sodaß die in ihrer Lage möglicherweise wechselnde letzte Öffnung desselben über die Lagebeziehungen des ganzen Prostoma nicht ohne weiteres entscheidet, und daher unter Umständen sein Vorderende die Stelle des Mundes und gleichzeitig sein Hinterende diejenige des Afters bestimmen könnte. Endlich erinnere ich an das ungleichmäßige Auswachsen des Rumpfes bei *Nereis* (S. 87), woraus sich ergibt, daß die Stelle des Afters ursprünglich in der Nähe des präoralen Wimperkranzes, der untere Pol aber ungefähr zwischen der Mund- und Aftergegend zu suchen ist. Angesichts dieser Thatsachen können die bloßen Behauptungen GIARDS in keiner Weise überzeugen. Noch gewisser ist die Täuschung in einer von SEMPER mitgeteilten Beobachtung, da es sich dabei um die von mir genauer untersuchte Gattung *Nereis* handelt. „Nach einer mir von Freund SELENKA gütigst zugesandten Notiz und Abbildungen von *Nereis* geht auch hier, wie bei *Salmacina*, die hinter dem Wimpergürtel gelegene primäre Einstülpungsöffnung nicht in den Mund über, sondern sie bezeichnet das Afterende. Ob sie in den definitiven After übergeht, läßt sich nicht weiter unterscheiden“ (No. 13, S. 340). Meine zusammenhängenden Untersuchungen an *Nereis Dumerilii* ergeben, dass die „primäre Einstülpungsöffnung“ SEMPERs das Prostoma nicht sein kann; denn einmal entsteht es ebensowenig wie bei irgend einer Sterrogastrula durch Einstülpung, erstreckt sich ferner über die ganze Bauchseite, sodaß es eine beschränkte Stelle (Afterende) gar nicht bezeichnen kann, und ist endlich vollständig geschlossen, bevor ein Wimperkranz erscheint. Die einzige wirkliche Einstülpung dicht hinter dem Wimperkranze, welche allein der von SEMPER genannten Öffnung vergleichbar wäre, aber eben nur dem vordersten, zuletzt noch allein offenen

Ende des Prostoma entspricht, ist nun thatsächlich die Anlage des Schlundes und Mundes. Ich muß daher für *Nereis* jede Beziehung der letzten Prostomaöffnung zum After oder auch nur zur Aftergegend ganz bestimmt in Abrede stellen. Und ganz dasselbe gilt wie ich zeigte für *Spirorbis*, obwohl STOSSICH behauptet, daß bei der nahverwandten Gattung *Serpula* das Prostoma sich direkt in den After verwandelt (No. 14). Man wird aber in seiner Darstellung sich vergeblich nach einer irgendwie genügenden Begründung dieser Behauptung umsehen. Erstens zeigt uns die Gastrula jenes Röhrenwurmes eine große Unbeständigkeit ihrer äußeren Form (No. 14, Fig. 15—17), was im Verein mit der totalen Bewimperung den sicheren Vergleich verschiedener Entwicklungsstufen sehr erschwert. Ferner folgt in der Beobachtung von STOSSICH auf die Gastrula sofort eine fertige Larve, welche bereits mit Mund, After und einem dreiteiligen Darms versehen war, sodaß sehr bestimmte Merkmale dazu gehörten, um festzustellen, daß der After aus dem Prostoma hervorging. Statt einer Andeutung darüber, woran dies erkannt wurde, erfahren wir vielmehr, daß STOSSICH eine Verwachsung des Blindsackendes vom Entoderm mit einer den Schlund und Mund bildenden Ektodermeinstülpung und folglich die Verwandlung des Prostoma in den After für die *Serpula*, ja für „alle Röhrenwürmer“ überhaupt bloß voraussetze und annehme, weil solche Vorgänge in ähnlicher Weise auch „bei anderen Tieren“, nämlich „bei den Holothuriern“ bekannt geworden seien (No. 14, S. 538, 539, 542)! Nach diesem Geständnis muß ich meine widersprechenden Beobachtungen an *Spirorbis* als die für die Röhrenwürmer zunächst maßgebenden ansehen, sodaß mithin beide Hauptabteilungen der Polychäten sich in der Mundbildung durchaus übereinstimmend verhalten.

Eine weitere Bestätigung dieses Ergebnisses bieten schließlich die Oligochaeten nach den Beobachtungen von KOWALEWSKY, HATSCHKE und KLEINENBERG, indem dort wie bei den Polychäten das Vorderende des Prostoma, wenn gleich unter verschiedenen äußeren Erscheinungen, die Lage des definitiven Mundes bezeichnet. Jene untergeordneten Verschiedenheiten beziehen sich auf die Zusammenziehung und Schließung des Prostoma. Anfangs beschreibt dasselbe als Einstülpungs- oder Umwachsungsrand des Ektoderms ungefähr einen größten Kreis des Eies und so eine ganze Körperseite (vgl. Fig. 7, No. 8, Taf. VI.), um sich darauf an derselben nicht gleichmäßig konzentrisch, sondern von hinten her nach dem vorderen Ende hin zusammenzuziehen. Dabei rücken aber entweder der hintere und die Seitenränder des Prostoma gemeinsam gegen seinen vorderen Rand zusammen (*Lumbricus* No. 15, *Spirorbis*), oder es ver-

schmelzen nur die Seitenränder in derselben Richtung zu einer Naht (*Nereis*, *Lumbricus rubellus*, *Euaxes*? No. 8). Diese Verschiedenheit ist nun keine wesentliche, denn in beiden Fällen erfolgt die Zusammenziehung und Schließung des Prostoma in einer Linie, welche durch die Stelle seines ursprünglichen Hinterrandes, die an der Gestalt des Embryo, der bilateral-symmetrischen Anordnung des Entoderms oder der Lage der Mesoblasten kenntlich bleibt, und durch sein Vorderende oder eben die Stelle des künftigen Mundes bestimmt wird (vgl. Fig. 8, 9, 15). Diese Prostomiallinie bezeichnet also die spätere Bauchseite des Tieres vom Munde ab rückwärts oder das Prostomialfeld, die Prostomialfläche bei den Anneliden ebenso, wie ich es schon für Dendrocoelen und Nematoden nachgewiesen habe.

Wenn nun die Lagebeziehung des ursprünglichen Prostoma zum Munde bei allen genannten Würmern die gleiche ist, indem derselbe stets am Vorderende der Prostomiallinie entsteht, so erhebt sich doch scheinbar ein neuer Widerspruch daraus, dass in einigen Fällen das offenbleibende Vorderende des Prostoma selbst anscheinend direkt sich in den Mund verwandelt (*Lumbricus* No. 8, S. 22), in anderen Fällen aber wie das übrige Prostoma sich schließt, und durch eine erst später sich in dem Darm öffnende Ektodermeinstülpung ersetzt wird (*Euaxes*, *Nereis* u. s. w.). So tiefgreifend ist aber die wirkliche Verschiedenheit in der Mundbildung keineswegs. Denn HATSCHEK hat für *Criodrilus* nachgewiesen, daß das Ektoderm des Randes der fortdauernden Prostomaöffnung allmählich nach innen vorrückt und so den künftigen Schlund auskleidet (No. 11a, S. 7), wodurch jene Öffnung an den Grund des letzteren gerät, der definitive Mund aber oder eben der äußere Eingang zum eingestülpten Schlunde ebenso wie bei *Nereis* u. s. w. als Neubildung erscheint. Und bei der sonstigen Übereinstimmung in der Entwicklung von *Criodrilus* und *Lumbricus* darf man annehmen, daß auch in der letzteren Gattung derselbe Prozeß der Mundbildung sich vollzieht. Es bleibt also auch bei den Chätopoden das dauernd offene Vorderende eines Prostoma eben so wenig wie die Stelle des Ektoderms, wo die gleiche Öffnung sich schloß, an der Körperoberfläche liegen, sondern beide werden gleicherweise durch eine Einstülpung des umgebenden Ektoderms an den Grund der letzteren oder des Schlundes verschoben, wobei als einziger Unterschied übrig bleibt, daß dieser Grund oder der Übergang vom Schlunde in den eigentlichen Darm zeitweilig geschlossen oder dauernd offen ist, — ein Unterschied, welcher genau demjenigen von Sterro- und Coelogastrula parallel, also morphologisch von geringer Bedeutung ist. Der Mund als äußerer Eingang zur

sekundären SchlundEinstülpung ist folglich bei allen Chätopoden die gleiche Neubildung mit denselben Lagebeziehungen zum ursprünglichen Prostoma.

Diese Erörterung hat uns also vergegenwärtigt, daß auch bei den Chätopoden nicht sowohl die jeweilige Prostomaöffnung als vielmehr die Prostomiallinie für die Lagebeziehungen des Mundes maßgebend ist. Denn jene wechselt nicht nur in ihrer äußeren Erscheinung, in dem völligen Schluß oder der teilweisen Fortdauer, sondern auch in ihrer Bedeutung, indem sie in ihrem weitesten ursprünglichem Umfange das ganze Prostomialfeld, mit ihrem letzten Rest aber nur die Stelle des Schlundes und Mundes bezeichnet, während die Prostomiallinie in ihren Grenzen und ihren Beziehungen zum Munde und zu der dahinterliegenden Bauchfläche sich immer gleich bleibt. Aus diesen ständigen Beziehungen werden wir daher die Homologie der betreffenden Bildungen ableiten, selbst wenn bei dem einem oder andern Chätopoden die äußeren Erscheinungen in der Umbildung des Prostoma sich noch in einer ganz anderen als der bisher bekannten Weise darstellen sollten, z. B. sein Schluß statt von hinten nach vorn gerade umgekehrt fortschritte. Wollten wir daher annehmen, daß eine ähnliche Erscheinung GIARDS Angaben über *Salmacina* zu Grunde läge, so löste sich der Widerspruch derselben und der besprochenen Verhältnisse bei den übrigen Chätopoden dadurch, daß derselbe Name „Prostoma“ für die zwei diametral entgegengesetzten Endabschnitte der gleichen ursprünglichen Öffnung gebraucht wurde, d. h. das „Prostoma“, welches bei *Salmacina* das Afterende bezeichnete, wäre nach der obigen Voraussetzung eben das nur länger offen bleibende Hinterende des ursprünglichen Prostoma, während dessen geschlossenes Vorderende wie bei allen Chätopoden die Lage des Mundes bestimmte. Damit soll aber nicht mehr als eine bloße Möglichkeit angedeutet sein, ohne dadurch GIARDS Angaben definitiv erklären zu wollen.

Im Anschlusse an die Bildungsgeschichte des Mundes mögen hier noch einige Bemerkungen über die Entwicklung des Darmes Platz finden. Derselbe entsteht bei den verschiedenen Chätopoden entweder aus dem gleich anfangs schlauchartig gebildeten Enteroderm einer Coelogastrula (*Lumbricus*, *Criodrilus*, *Spirorbis*) oder dem kompakten, nicht ausgehöhlten Enteroderm einer Sterrogastrula (*Euaxes*, *Nereis*). Doch kann auch im ersteren Falle, wie *Spirorbis* zeigt, der Urdarm einer Coelogastrula, statt sich direkt in den bleibenden Darm zu verwandeln, nebst seiner prostomialen Öffnung sich wieder zurückbilden und in eine kompakte Masse verwandeln, in welcher der definitive Darmraum sich erst später und vielleicht unter Auflösung gewisser centraler

Teile bildet. Daraus erhellt zur Genüge, welchen beschränkten Formwert jene Verschiedenheiten der Darmanlagen haben, welche anfangs mit dem Unterschiede von Coelo- und Sterrogastrula zusammenfallen, und weiterhin offenbar auf den Wechsel der biologischen Verhältnisse zurückzuführen sind. Auch die Absonderung der zur Resorption bestimmten Teile oder eines Nahrungsdotters vom zellig bleibenden künftigen Darmepithel erfolgt bei den Chätopoden in verschiedener Weise: bei *Euaxes* so, daß das Epithel sich an der Peripherie des Nahrungsdotters entwickelt, dieser also den künftigen Darmraum ausfüllt (No. 8), bei *Nereis* dagegen durch Ausschließung der Nahrungsdotterelemente aus dem in der Bildung begriffenen Darne (ein- und ausgeschlossener Nahrungsdotter). Der After endlich entsteht ohne merkliche Einstülpung des Ektoderms durch Verlötung desselben mit dem Enteroderm und Durchbruch der Verbindung, und zwar am Hinterende des Körpers und der Prostomialfläche. Es läßt sich aber nirgends eine bestimmte Abhängigkeit der Afterbildung von dem Hinterende des ursprünglichen Prostoma nachweisen, wie eine solche zwischen dem Vorderende des letzteren und dem Munde besteht. Im allgemeinen dürfte die Afterbildung gleichzeitig mit dem Durchbruche des Schlundes in den Darm eintreten; WILLEMOES-SUHM giebt für *Eteone* und *Terebellides* ganz bestimmt an, daß der After früher entstände als der Mund (No. 7), doch bleibt es zweifelhaft, ob er unter „Mundbildung“ die erste Anlage des Mundes durch die Schlundeinstülpung des Ektoderms oder den Durchbruch des letzteren in den Darm versteht.

Die Beobachtungen über den Ursprung und die Entwicklung des Mesoderms der Chätopoden gehen allerdings ziemlich auseinander; doch sind nicht alle Angaben von gleicher Bestimmtheit und gleichem Gewichte. Für *Nereis* habe ich in einer kontinuierlichen Entwicklungsweise gezeigt, daß das Mesoderm aus einer Zelle hervorgeht, welche von einer der vier primären Entodermzellen abgelöst, anfangs sich dem Hinterende der Ektodermscheibe wie ein Teil derselben anschließt, dann aber von seinem vorrückenden Rande überwachsen und ins Innere der Sterrogastrula gedrängt wird. Dort teilt sie sich in zwei zu beiden Seiten der Medianebene symmetrisch gelegene Zellen, von welchen jederseits ein Zellenstrang zwischen Ekto- und Enteroderm nach vorn auswächst. Ganz ähnlich lautet die Angabe KOWALEVSKYS bezüglich des *Lumbricus rubellus*, nur bestand dort die zuerst gesehene Mesodermanlage bereits aus zwei Mesoblasten, welche sich aus dem schon vielzelligen und zur Gastrulaeinstülpung sich anschickenden

Entoderm am Hinterende des Embryo herauslösen, um dann in der angegebenen Weise den beiden Mesodermstreifen Entstehung zu geben (No. 8, S. 22). In anderen Fällen ist ein solcher Ursprung des Mesoderms zwar nicht unmittelbar beobachtet worden, aber doch wahrscheinlich. Denn wenn HATSCHEK und KLEINENBERG bei *Criodrilus* und *Lumbricus trapezoides* die großen paarigen Mesoblasten schon an der Blastula erkannten, ohne ihre Abstammung näher bestimmen zu können, so wird doch die letztere nach den vorausgeschickten positiven Befunden viel eher in den entodermalen als den ektodermalen Elementen der Blastula gesucht werden müssen. Allerdings giebt KLEINENBERG an, daß das Mesoderm des *Lumbricus trapezoides* noch eine zweite Quelle haben dürfte, nämlich die Stellen des Ektoderms, welche die bereits ausgewachsenen Mesodermstränge unmittelbar bedecken (No. 15, S. 22 und flg.). Da jedoch die betreffende Beobachtung durchaus nicht von überzeugender Bestimmtheit ist und mit den Untersuchungen KOWALEVSKYS und HATSCHEKS an anderen *Lumbricus*-Arten und *Polygordius* in Widerspruch steht, so kann ich sie hier zunächst nicht als eine Thatsache aufführen, welche die von anderer Seite her sicher begründeten Ergebnisse in Zweifel stellen könnte.*

Endlich muß hier noch die Mesodermbildung von *Euaxes* besonders besprochen werden, da sie nach KOWALEVSKYS ausführlicher Darstellung in mehreren Punkten von derjenigen anderer Chätopoden abweicht. — Die vier ersten Blastomeren zeigen nach Gröfse und Lage bereits eine deutliche bilaterale Symmetrie, sodaß das größte von ihnen das künftige Hinterende des Tieres bezeichnet. Das vordere (1) sowie die beiden mittleren oder seitlichen Blastomeren (2, 3) sondern darauf am oberen Pole je eine kleine Zelle ab, welche unter rascher Vermehrung eine Ektodermschicht bilden; dann lösen sich von 2 und 3 noch zwei Zellen ab, welche unter den Rand des Ektoderms geraten und dort zu mesodermalen Elementen werden (No. 8, S. 14, 16), worauf die noch immer mächtigen Zellen 1—3 nur noch die Anlagen des Darmblattes und des Nahrungsdotters enthalten. Diese Vorgänge

* Nur beiläufig sei hier die sonderbare Angabe von STOSSICH erwähnt, daß das „Mesoderm“ der Serpulalarven bis zu ihrer Befestigung vollständig fehle, und erst nach derselben auf unbekannte Weise entstehe (No. 14, S. 539), dagegen das „Muskelsystem“ schon lange vorher sich an verschiedenen Stellen vom Ektoderm ablöse (S. 538, 541)! Bedauerlicherweise unterließ es STOSSICH gerade bei dieser Gelegenheit die Entwicklungsgeschichte anderer Tiere, und wenn es selbst die Holothurien gewesen wären, zu Rathe zu ziehen; es wäre ihm dies hier jedenfalls von größerem Vortheile gewesen, als bezüglich des Prostoma (vgl. S. 95).

wiederholen also im wesentlichen die Keimbildung von *Nereis*: die ersten indifferenten Blastomeren zerfallen zuerst in Ekto- und Entoderm, worauf das letztere das Mesoderm liefert. Das hintere und größte jener vier ersten Blastomeren beteiligt sich an der Bildung der genannten Keimschichten im Grunde genommen ebenso wie 2 und 3; nur sondert es seinen Anteil am Ekto- und Mesoderm nicht in getrennten Zellen nacheinander, sondern in einer einzigen Zelle ab, welche alsdann in die ekto- und mesodermalen Elemente zerfällt. Man könnte daraus Veranlassung nehmen, diese einfache Zelle als ein Ektodermelement anzusehen, folglich die davon abgegliederten Mesodermzellen vom Ektoderm abzuleiten. Als Konsequenz dieser Ansicht würde sich ergeben, daß das Mesoderm von *Euaxes* entweder 1. einen zweifachen Ursprung hätte, vom Ektoderm (Blastomer 4) und vom Entoderm (Bl. 2 und 3), oder daß es 2. an den Blastomeren 2 und 3 ursprünglich ebenso wie bei Bl. 4 sich bildete und das gegenwärtige Verhalten erst durch sekundäre Abänderung erworben wurde, mithin anfangs das ganze Mesoderm einheitlich aus dem Ektoderm hervorging. Gegenüber solchen Möglichkeiten muß aber hervorgehoben werden, daß wenn bei *Euaxes* allerdings ungewöhnliche Verhältnisse der Keimbildung, namentlich Abweichungen vom gewöhnlichen Rythmus der Blastomerenteilung vorliegen, solche sekundäre Abänderungen mit demselben Recht wie für die Blastomeren 2 und 3 umgekehrt für Bl. 4 angenommen werden könnten, sodaß an diesem ursprünglich ebenfalls eine successive Absonderung der Ektoderm- und darauf der Mesodermzelle bestand und erst in der Folge einer gleichzeitigen Ablösung dieser beiden in einem noch ungeteilten Elemente Platz machte. Und für diese letztere Ansicht fällt gerade der Umstand ins Gewicht, daß bei allen anderen Chätopoden, deren Keimbildung einfacher und ursprünglicher erscheint als diejenige von *Euaxes*, das Mesoderm nirgends mit einiger Wahrscheinlichkeit zugleich vom Ekto- und Entoderm oder vom ersteren allein, dagegen mehrfach ganz sicher vom Entoderm allein sich ableiten läßt. Und die Vergleichung der Chätopoden mit anderen Würmern wird dieses Ergebnis noch verallgemeinern.

Über die weitere Umbildung des Mesoderms bei den Chätopoden liefern die wesentlich übereinstimmenden Darstellungen aller Beobachter ein sehr vollständiges Bild, welches hier nicht wiederholt ausgeführt zu werden braucht. Ich beschränke mich daher auf die Bemerkung, daß trotz jener allgemeinen Übereinstimmung die Reihenfolge auf bezüglichen Einzelercheinungen durchaus nicht bei allen Chätopoden die gleiche ist. So sehen wir bei *Nereis* drei

Paare von segmentalen Borstensäcken entstehen, bevor noch das Mesoderm im ganzen einer Quergliederung unterliegt; und es ist mehr als wahrscheinlich, daß eine solche frühzeitige Borstenbildung, namentlich wo es sich um vergängliche, nur für das Larvenleben bestimmte Borsten handelt, unter den Polychäten sehr verbreitet ist. Bemerkenswert ist es ferner, daß diese Bildung bald nur mit einem Paar Borstenbündel (*Lumbriconereis*, *Hermella* No. 2, 6) bald wie bei *Nereis* mit mehreren zugleich anfängt; eine Erscheinung, welche auch an den ganzen Segmenten sich zu wiederholen scheint (*Terebella* nach M. EDWARDS — Lumbriciden u. a.). Die Entstehung der Borstensäcke unmittelbar unter dem Ektoderm und der Borsten im Innern der Säcke war schon QUATREFAGES und M. MÜLLER bekannt (No. 2, 3, 4); während aber KOWALEVSKY die Borstensäcke bei *Euaxes* vom Ektoderm ableitete (No. 8, S. 19), wies sie HATSCHEK ganz richtig wieder als Mesodermgebilde und zwar als Teile des äußeren Mesodermblattes nach (No. 11 b., S. 22).

Die Anlage des Centralnervensystems der Chätopoden sollte nach HATSCHEK nicht nur eine einheitliche sein, sondern auch von der Hirnganglienmasse ausgehen, so zwar, daß deren Anlage oder die verdickte Scheitelplatte des Ektoderms zwei seitliche Fortsetzungen nach hinten ausende, welche neben dem Munde die Schlundkommissur, dahinter aber die allmählich zusammenrückenden Hälften des Bauchmarkes bildeten (No. 11 a). Dagegen hat aber KLEINENBERG für *Lumbricus* nachgewiesen, daß die beiden Hauptteile des Centralnervensystems, das Hirn und das Bauchmark, gleichzeitig aber durchaus getrennt in den bekannten Ektodermverdickungen angelegt werden und sich erst sekundär verbinden, indem das Hirn die Kommissurstränge gegen das Bauchmark entsendet (No. 15, S. 135—143). Ich kann diese Angaben für *Nereis* bestätigen. Aus dieser Thatsache folgt aber, daß die Chätopoden eigentlich zwei genetisch getrennte Nervensysteme besitzen, von denen das eine, das sogenannte Hirn, dem Scheitelfelde in der Nähe des oberen Poles, das andere als Bauchmark dem Prostomialfelde hinter dem Munde angehört, — eine Auffassung, welche für weitere Vergleiche von einschneidender Bedeutung ist.

Tafelerklärung.

Allgemeine Bezeichnungen.

- dh* Dotterhaut.
ek Ektoderm.
en Entoderm, Enteroderm.
m Mesoblasten, Mesoderm.
pr Prostoma, Prostomialfeld.
w Präoraler Wimperkranz.
sh SchlundEinstülpung.
d Darm.
o Mund.
a After.
sp Scheitelplatte, Hirnanlage.
b Anlage des Bauchmarkes.
t Fühler.
au Augen.
bs Borstensäcke.

Tafel V.

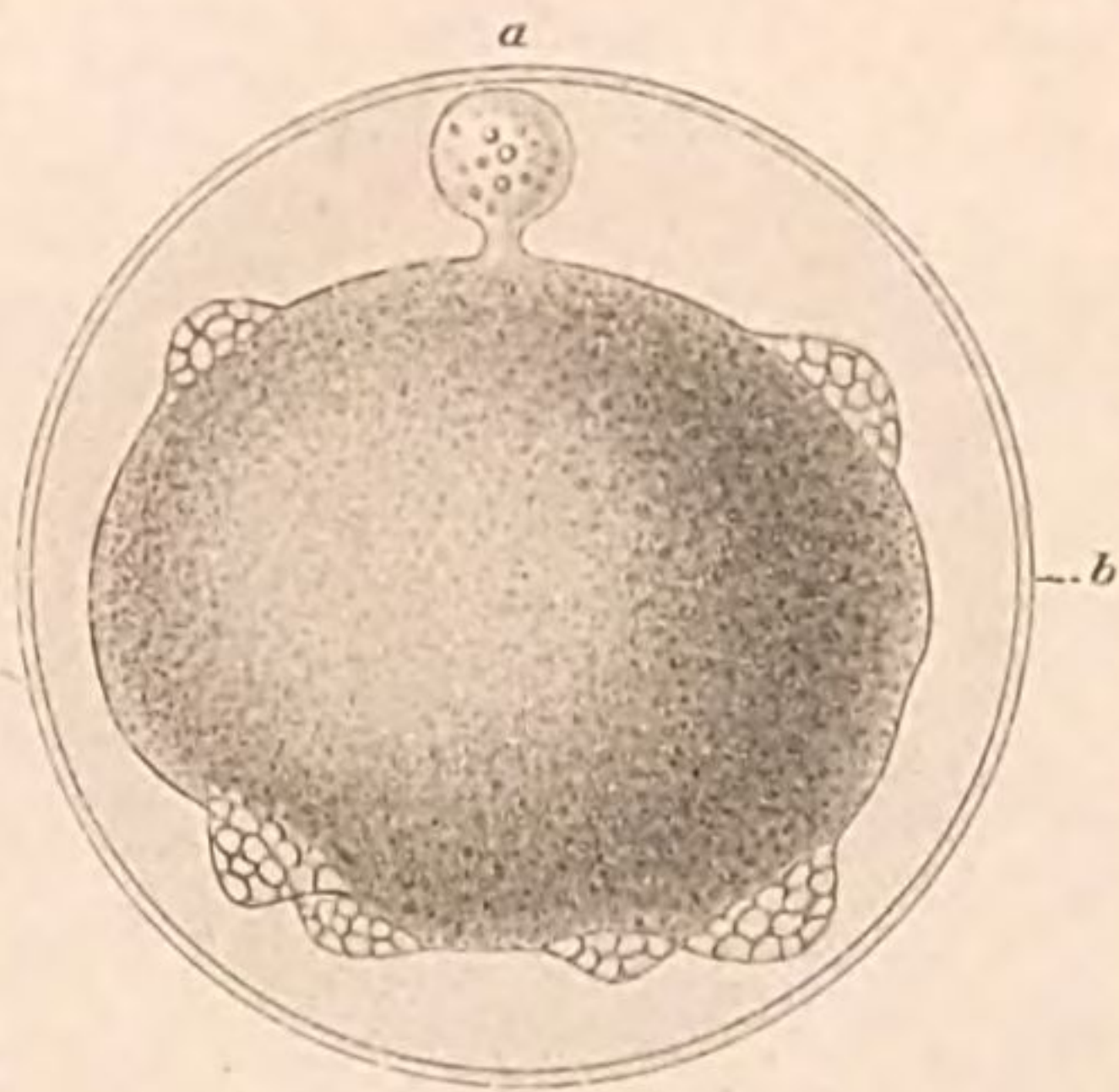
Alle Abbildungen beziehen sich auf *Nereis Dumerilii*.

- Fig. 1. Ei mit Polbläschen und den zwei ersten Blastomeren.
 Fig. 2. Ei mit der Ansicht des oberen Poles im Beginn des zweiten Teilungsaktes.
 Fig. 3. Die vier ersten Blastomeren.
 Fig. 4. Sonderung des Ekto- und Entoderms.
 Fig. 5. Ansicht des oberen Poles und des eben abgelösten unpaaren Mesoblasten.
 Fig. 6. Ansicht der Blastula von der hinteren, durch den Mesoblasten bezeichneten Seite.
 Fig. 7. Optischer Mediandurchschnitt einer gleichen Blastula, von der rechten Seite gesehen.
 Fig. 8. Mediandurchschnitt einer vorgeschrittenen Sterrogastrula von der linken Seite gesehen; der Mesoblast liegt noch an der Oberfläche.
 Fig. 9. Dasselbe von einem etwas älteren Embryo; der Mesoblast ist ins Innere eingeschlossen, das Prostoma bis auf eine kleine Öffnung, durch welche das Enteroderm (*en*) hervorsieht, geschlossen.
 Fig. 10. Senkrechter Querdurchschnitt eines ähnlichen Embryo; der Mesoblast ist noch einfach.
 Fig. 11. Dasselbe nach der ersten Teilung des Mesoblasten.
 Fig. 12. Horizontaler optischer Durchschnitt von einem älteren Embryo; er fällt rückwärts und seitlich in den präoralen Wimperkranz und nur an der Bauchseite unter denselben, durch das eben geschlossene Vorderende des Prostoma (*pr*).

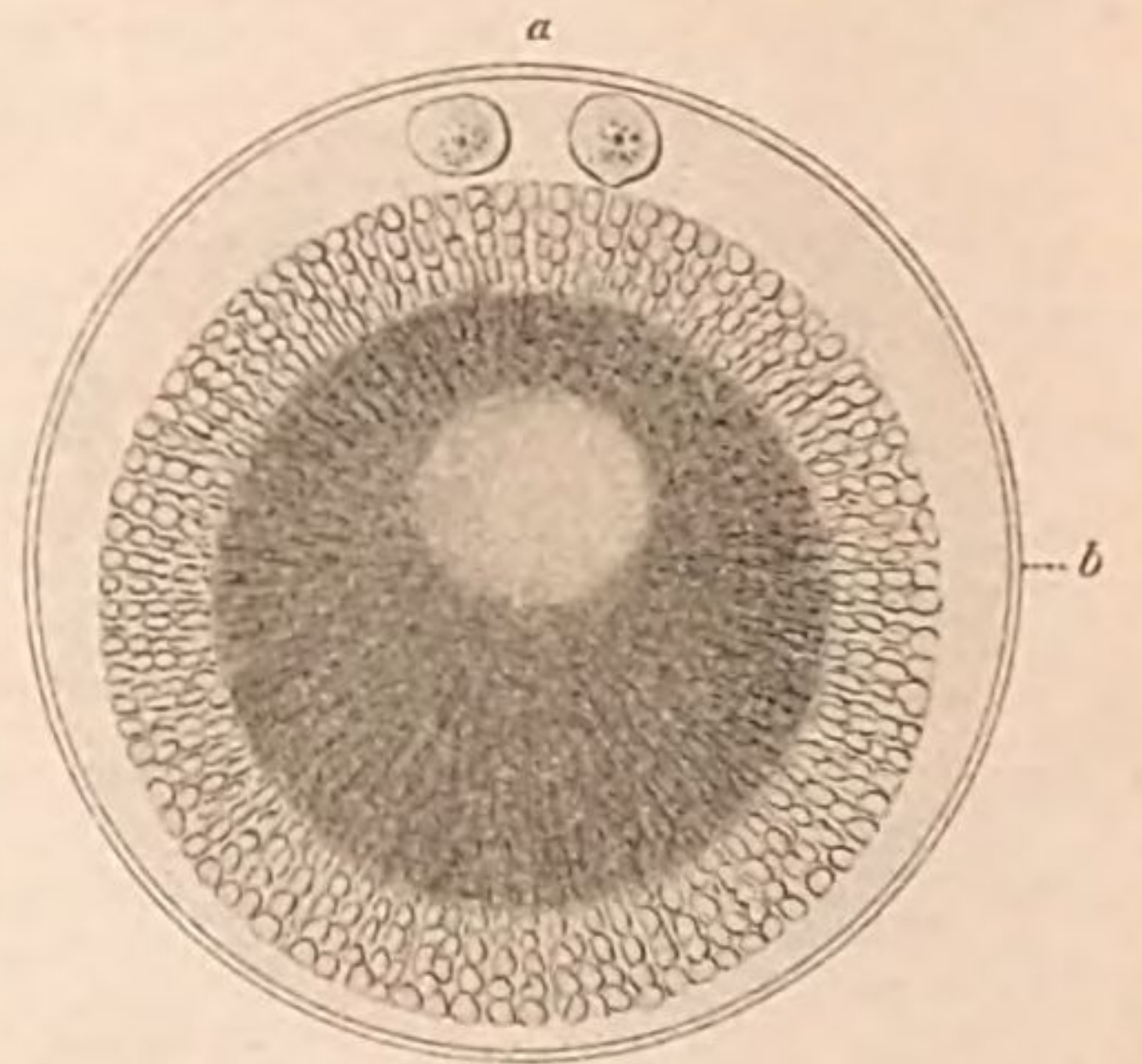
Tafel VI.

Die Abbildungen 13—17, 19, 20 beziehen sich auf *Nereis Dumerilii*, 18 auf *Polygordius*, 21—23 auf *Spirorbis nautiloides*.

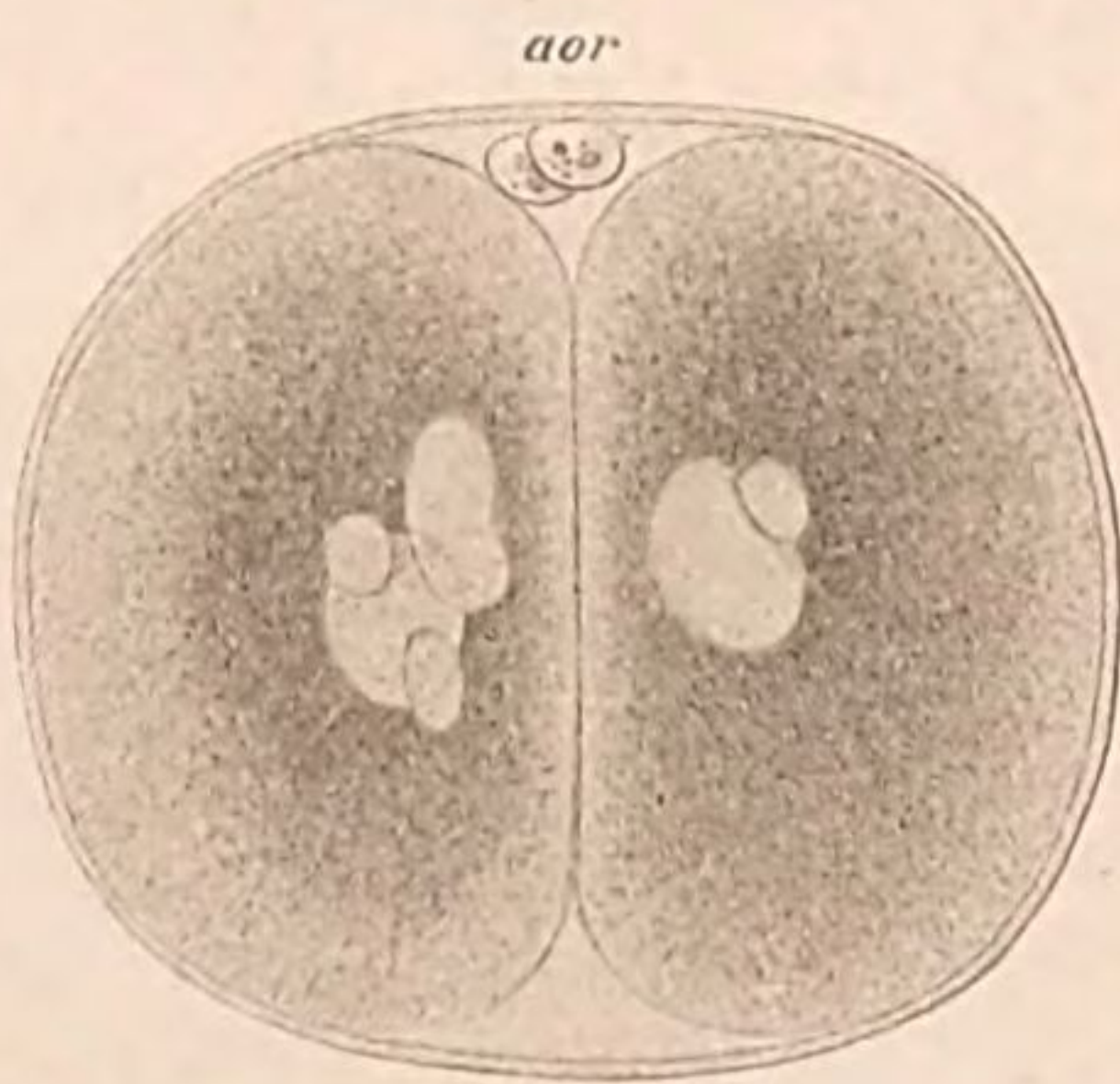
- Fig. 13. Ansicht des im Schlusse befindlichen Prostoma, *v* vorn, *h* hinten.
- Fig. 14. Optischer Mediandurchschnitt von der linken Seite nach dem Schlusse des Prostoma; jederseits ist ein Mesodermstreif entwickelt.
- Fig. 15. Dasselbe von einem älteren Embryo; der Schlund und Mund sind in der Bildung begriffen (*sh*), das Prostomialfeld (*pr*) umfaßt noch den größten Teil der unteren Hemisphäre, der dorsale Rumpfteil (*r*) ist noch sehr klein.
- Fig. 16. Dasselbe von einer weiteren Entwicklungsstufe; der dorsale Rumpfteil (*r*) hat sich ausgedehnt, die Prostomialfläche (*pr*) sich gegenüber umgelegt und so die Umbildung der unteren Hemisphäre in einen stumpfen Kegel eingeleitet. Es haben sich aus dem Entoderm eine 5. große Zelle (*en*⁵) und die Darmanlage *d*, aus dem Mesoderm die Borstensäcke *bs* abgesondert, die Anlagen des Hirns *sp* und Bauchmarks *b* sind deutlich.
- Fig. 17. Eine nur wenig ältere Larve vom Rücken her gesehen; die Borstensäcke enthalten schon Borstenbündel, über den Augen und Fühlern ist die Dotterhaut weit abgehoben, *en*⁵ die 5. große Entodermzelle.
- Fig. 18. Junge *Polygordius*larve nach RAJEVSKY (No. 10), zum Vergleiche mit Fig. 15 und 16 (vgl. S. 87).
- Fig. 19. Fertige *Nereis*larve von der linken Seite; der Rumpf hinter dem präoralen Wimperkranz ist kegelförmig ausgewachsen, der Darmkanal vollendet, die Borstenbündel sind hervorgetreten, der anale Wimperkranz *an* gebildet.
- Fig. 20. Eine gleiche Larve von der Bauchseite; in der Mittellinie sieht man die Darmlichtung *d*, um den Schlund konzentrisch angeordnete Mesodermzellen, dahinter die Ölkugeln der Entodermzellen, an den Seiten die Borstensäcke.
- Fig. 21. Junge *Gastrula* von *Spirorbis nautiloides*; *x* die aus der einfachen Entoderm-schicht herausgetretene Zelle.
- Fig. 22. Etwas ältere, schon gestreckte *Gastrula* desselben Wurmes, die Zelle *x* ist durchsichtig geworden.
- Fig. 23. Eben ausgeschlüpfte Larve desselben Wurmes; das Prostoma ist geschlossen, das Entoderm eine kompakte Masse geworden, deren Hinterende *x* ebenso durchsichtig ist wie die frühere Zelle *x*, *k* die Anlage des Kragens hinter der SchlundEinstülpung *sh*, *w* präoraler Wimperkranz, *sp* Scheitelplatte.



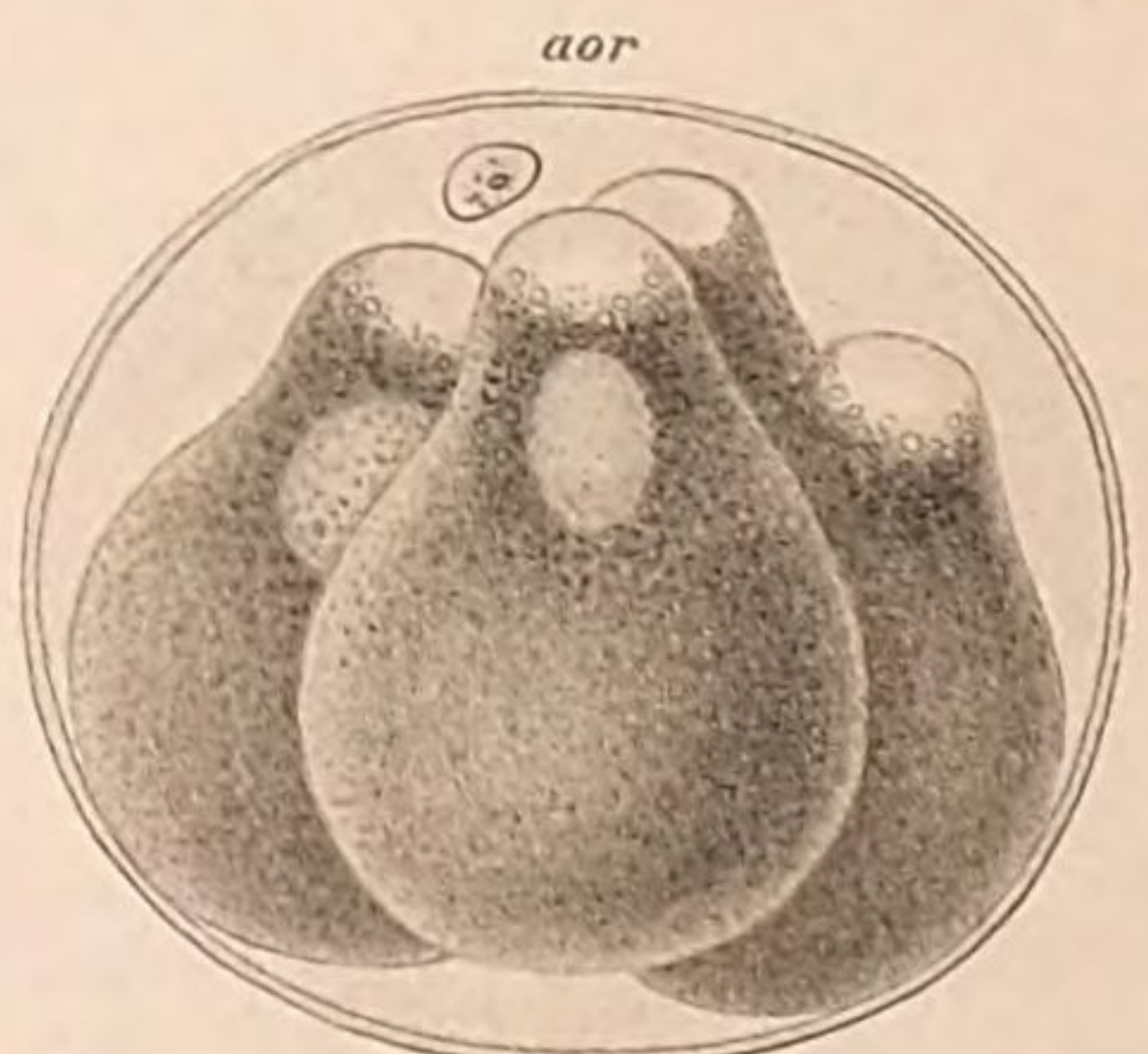
1



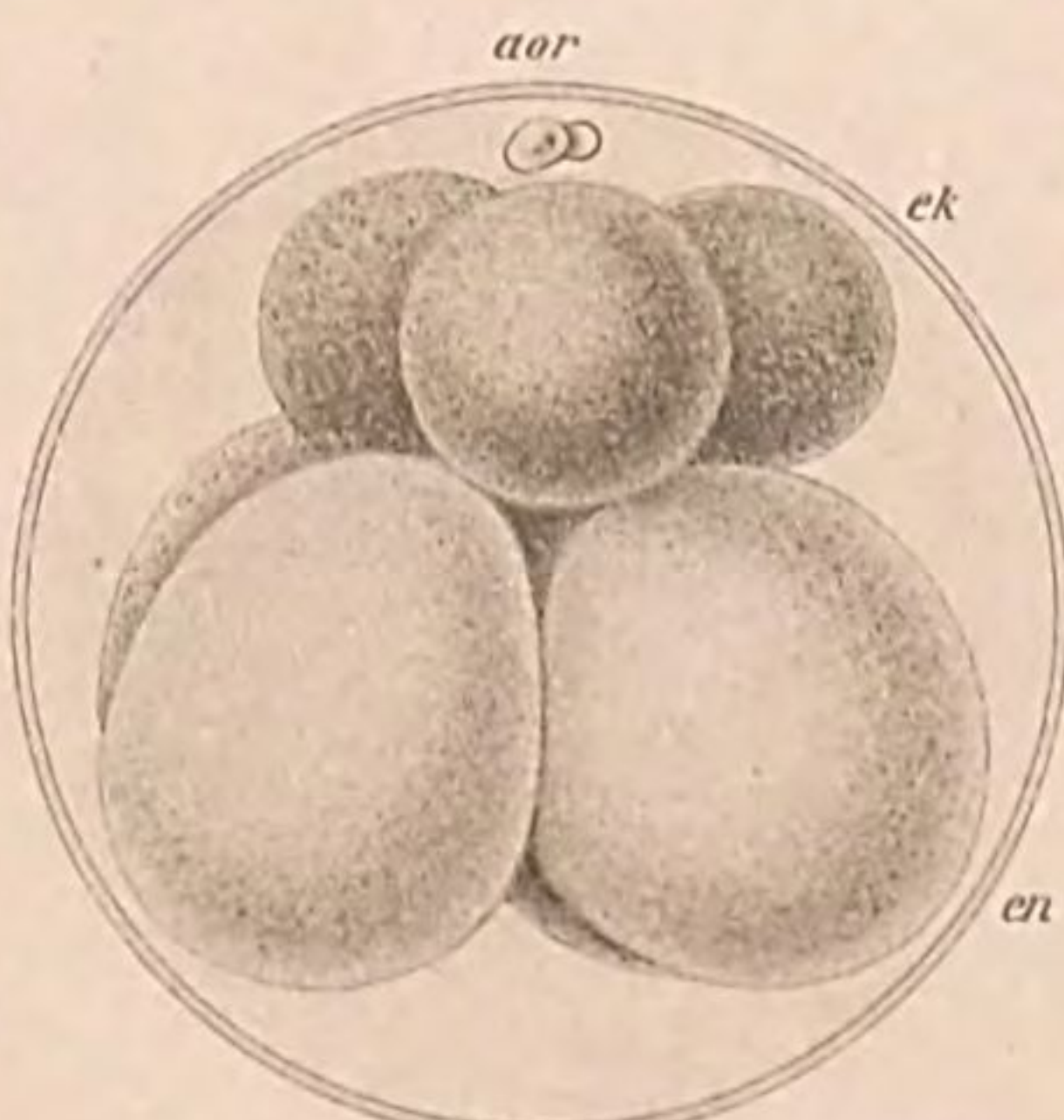
2



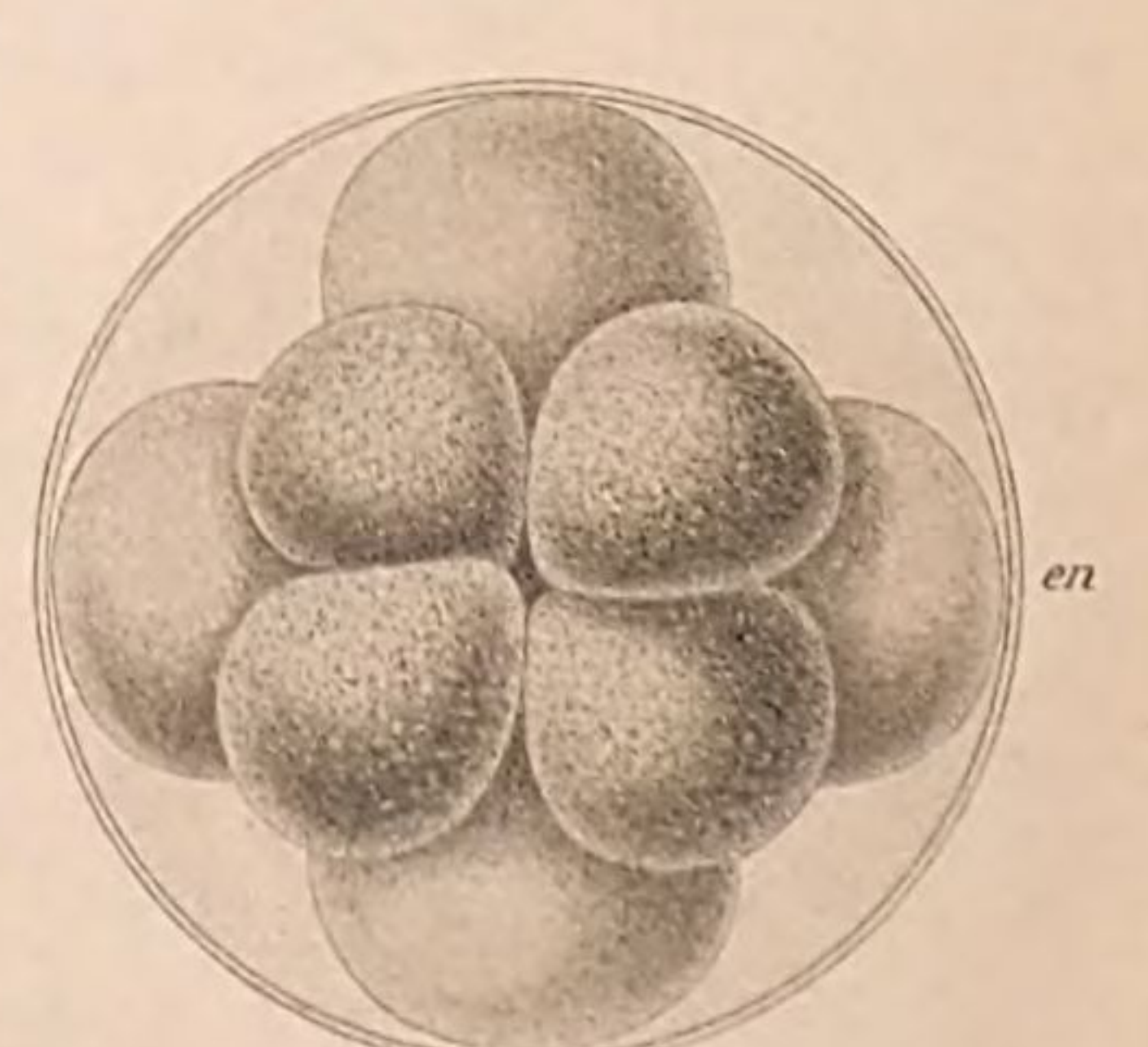
3



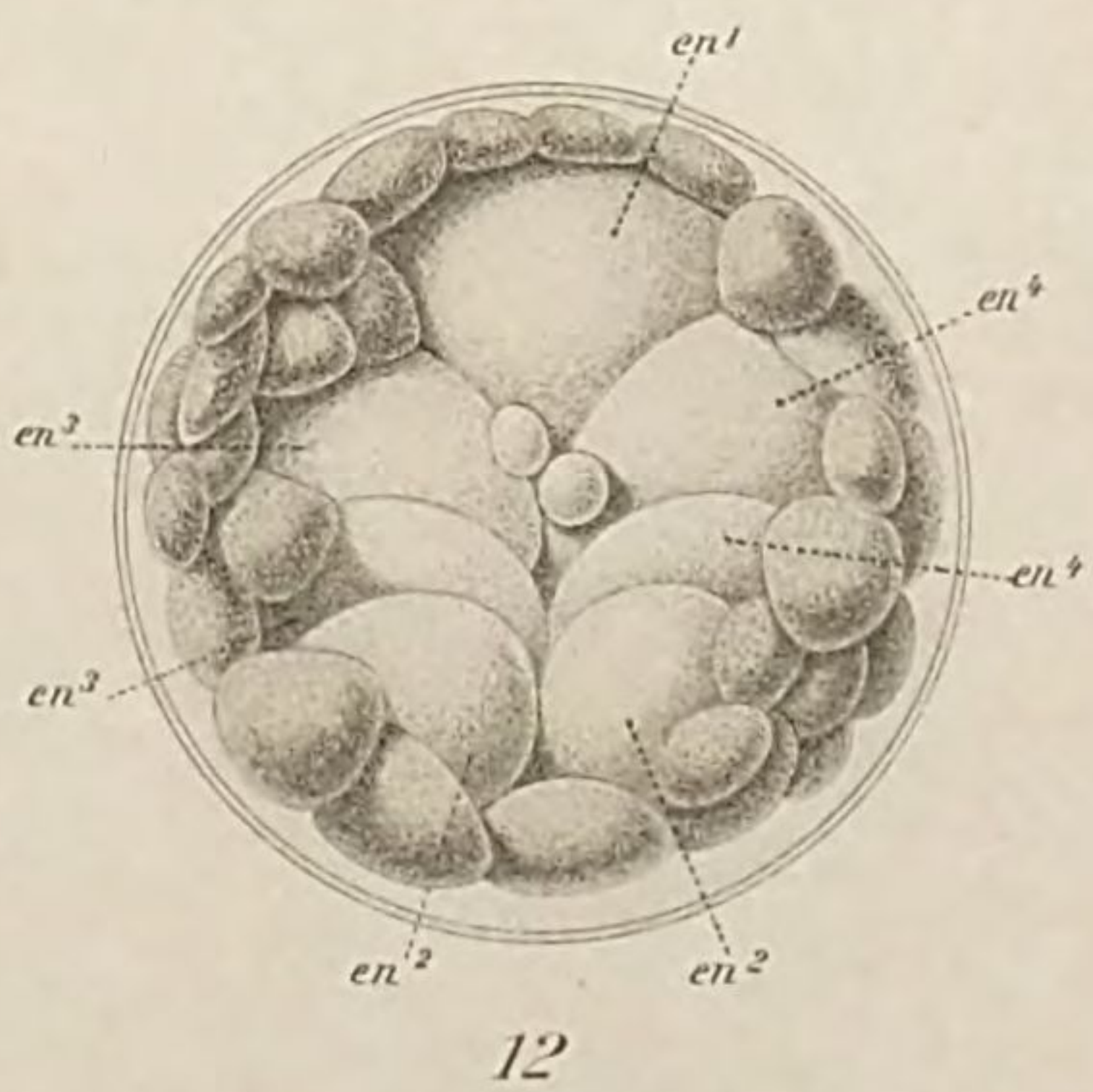
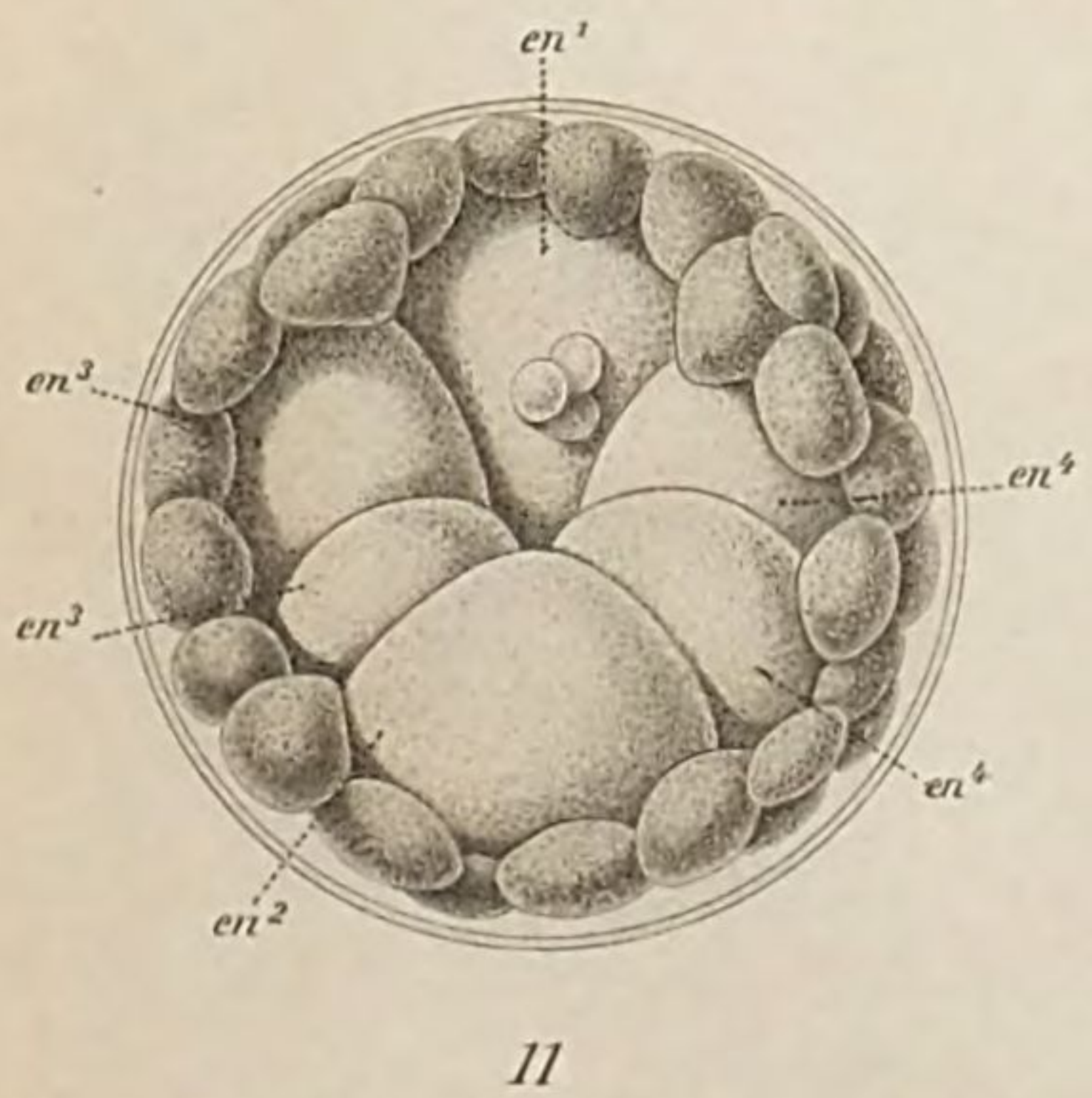
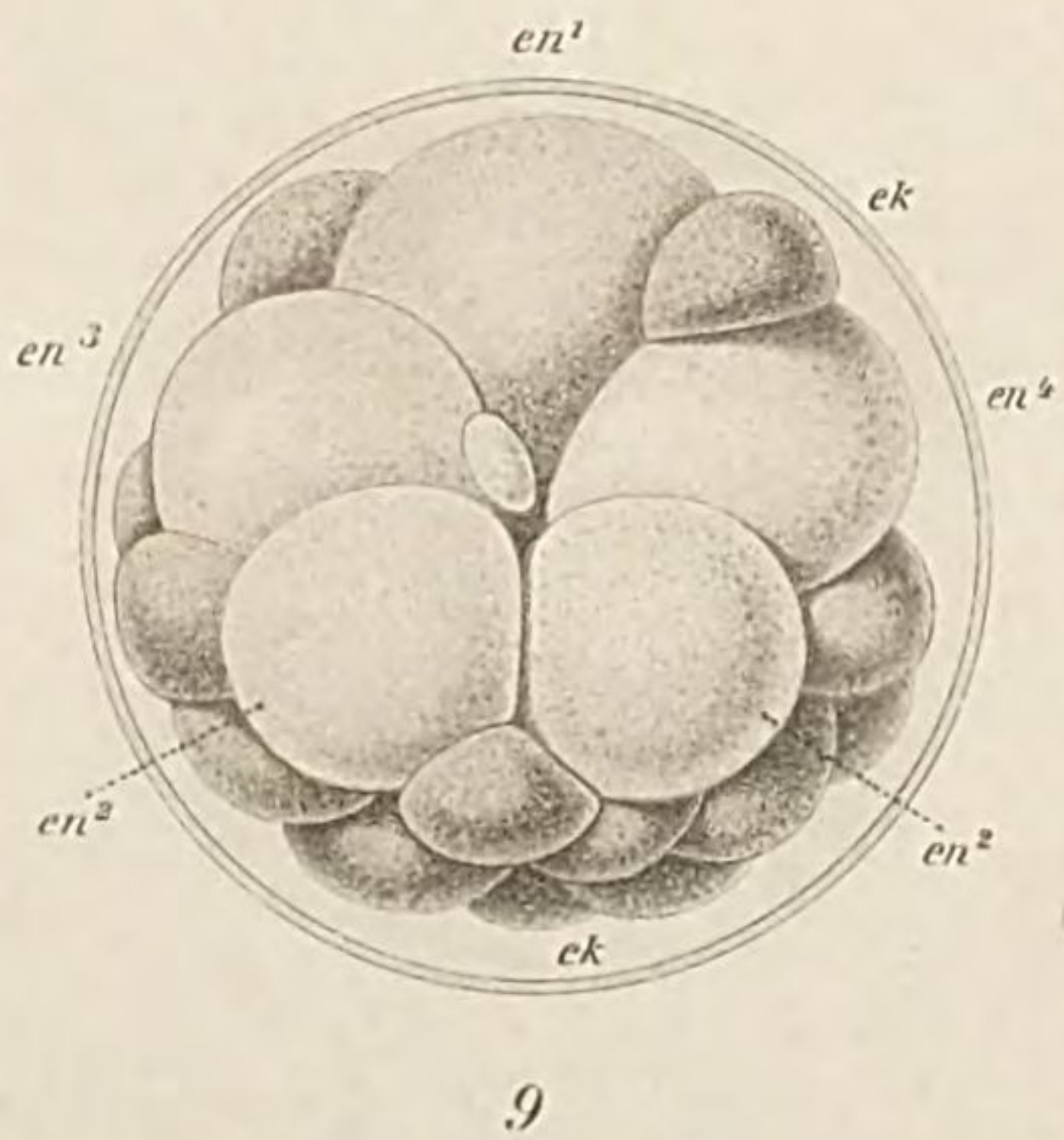
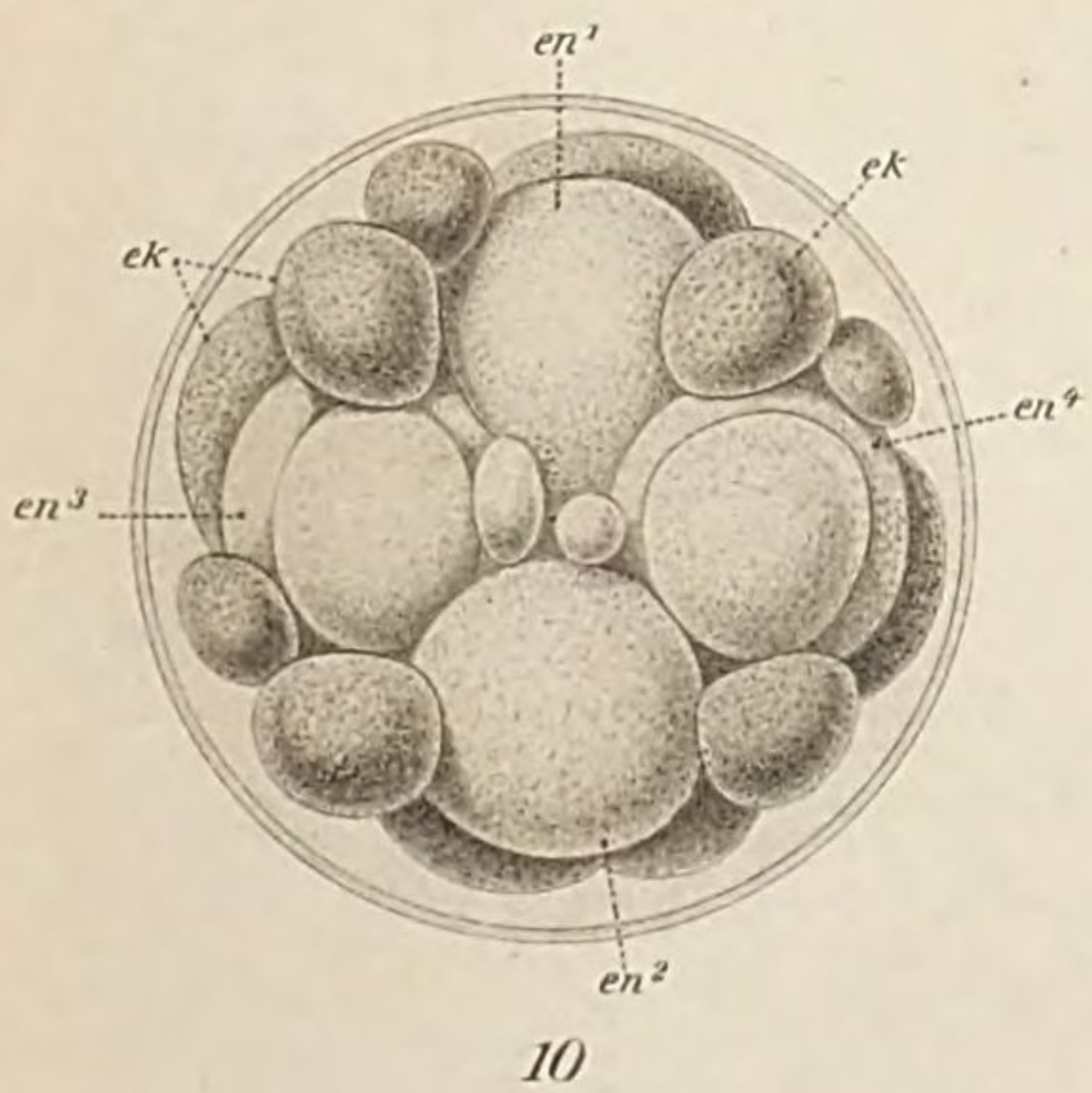
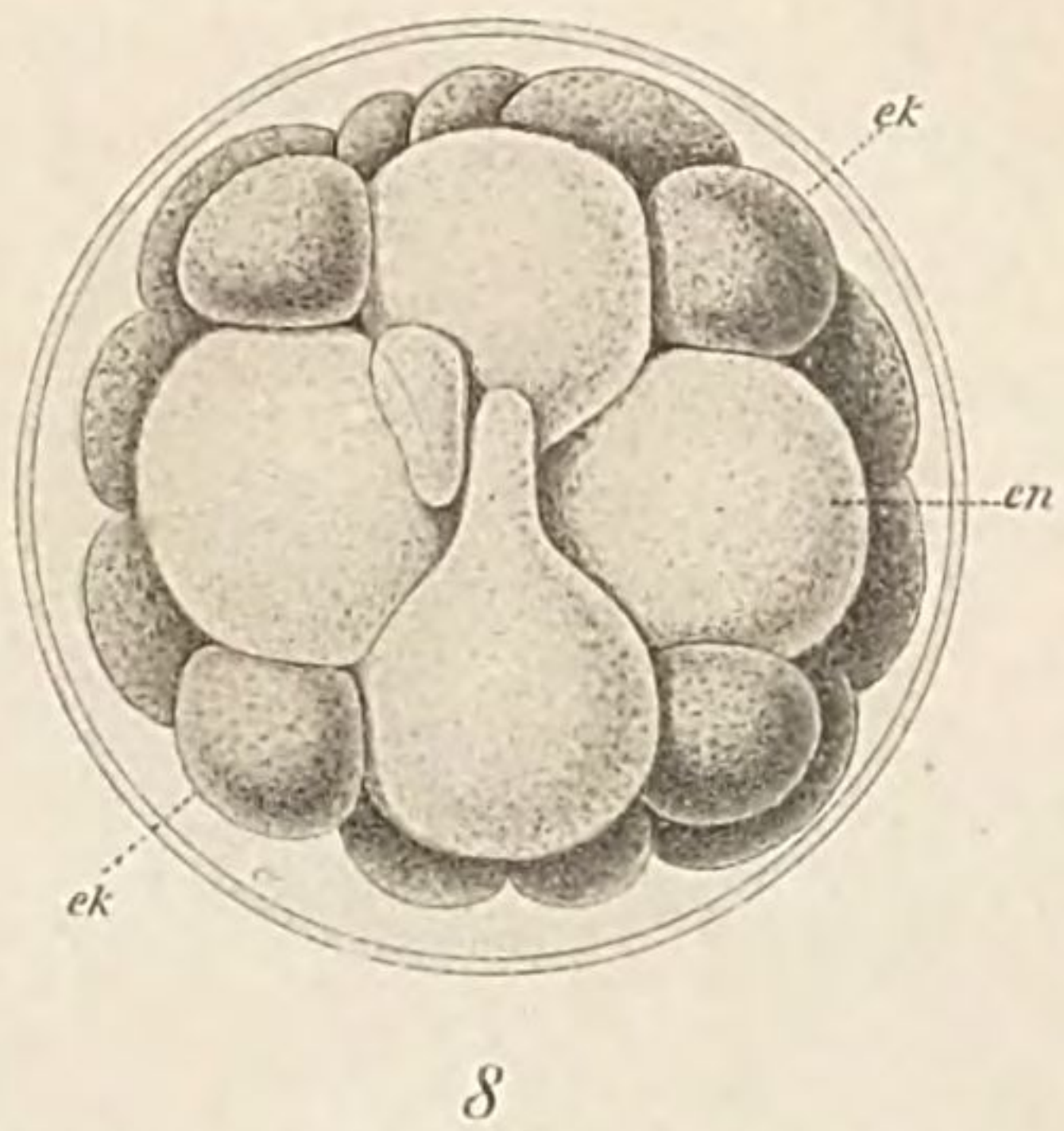
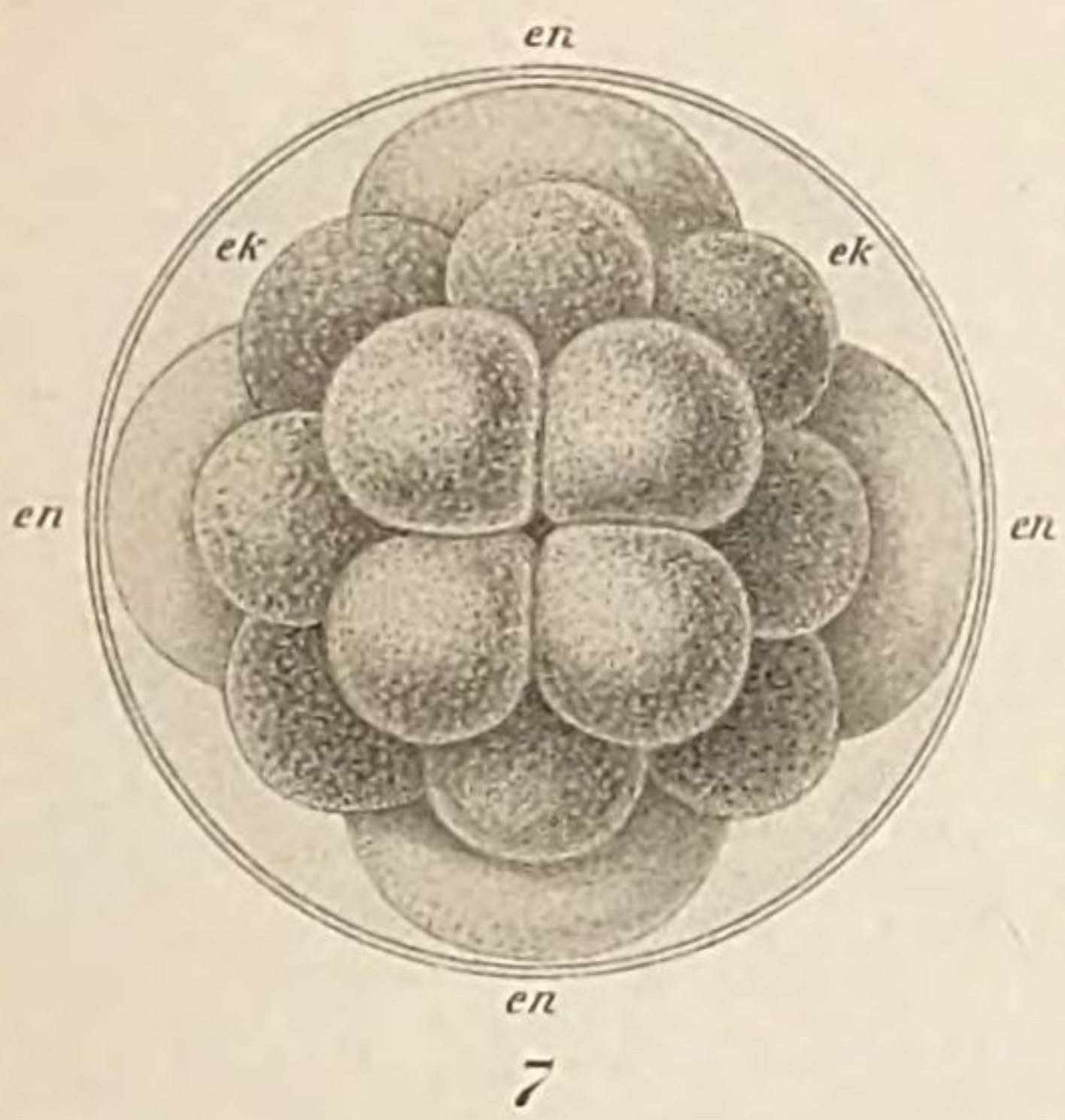
4

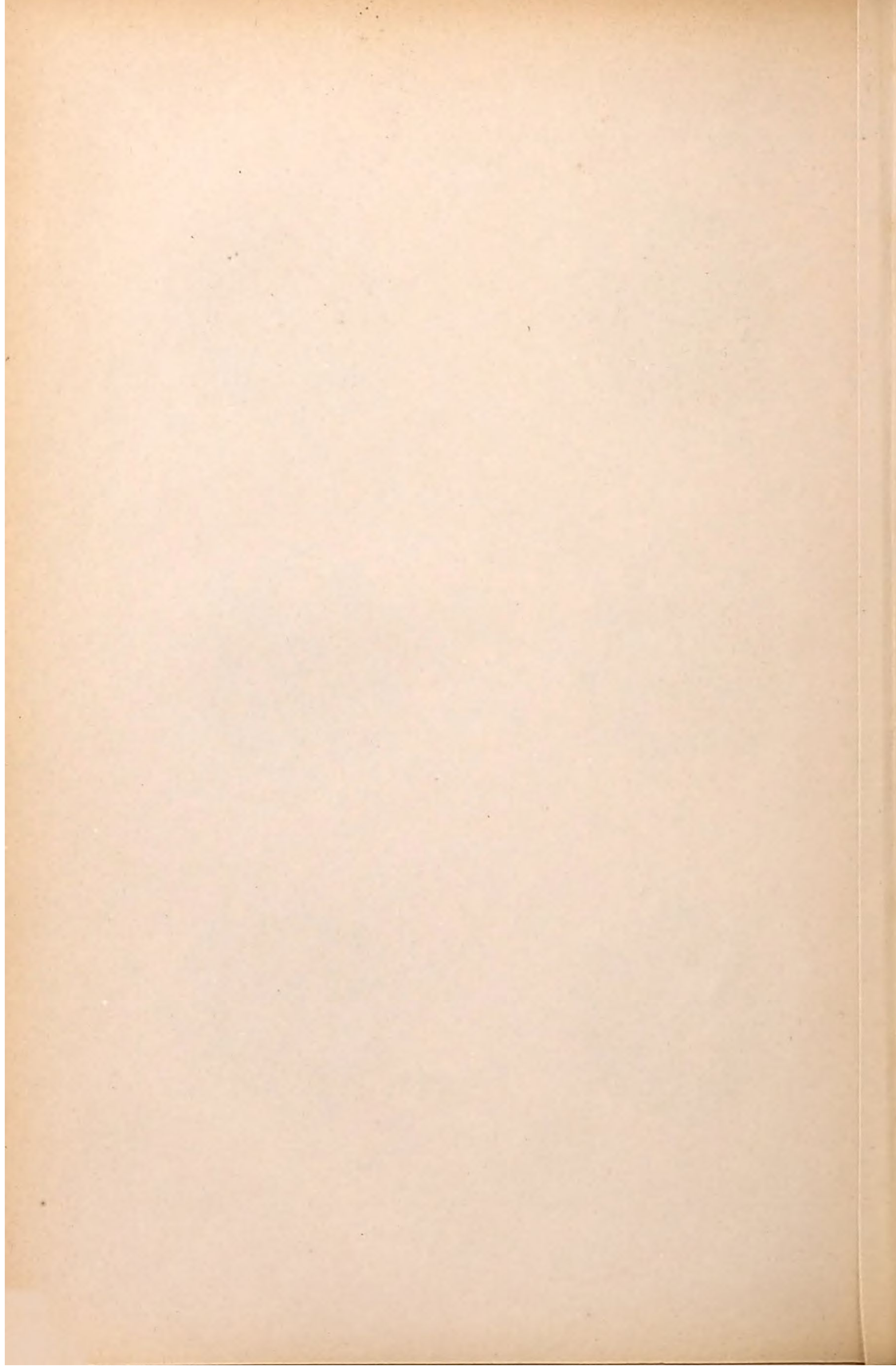


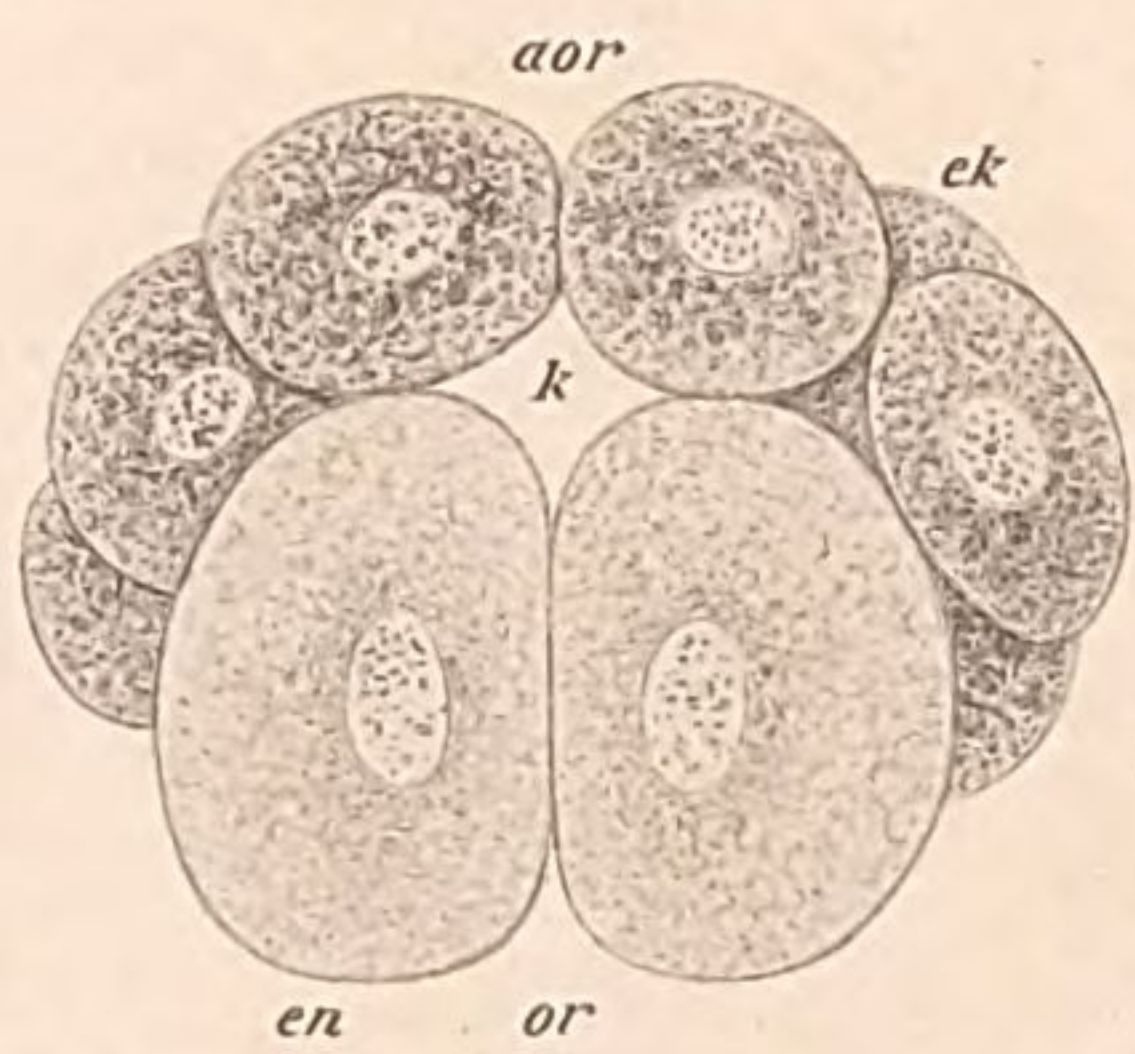
5



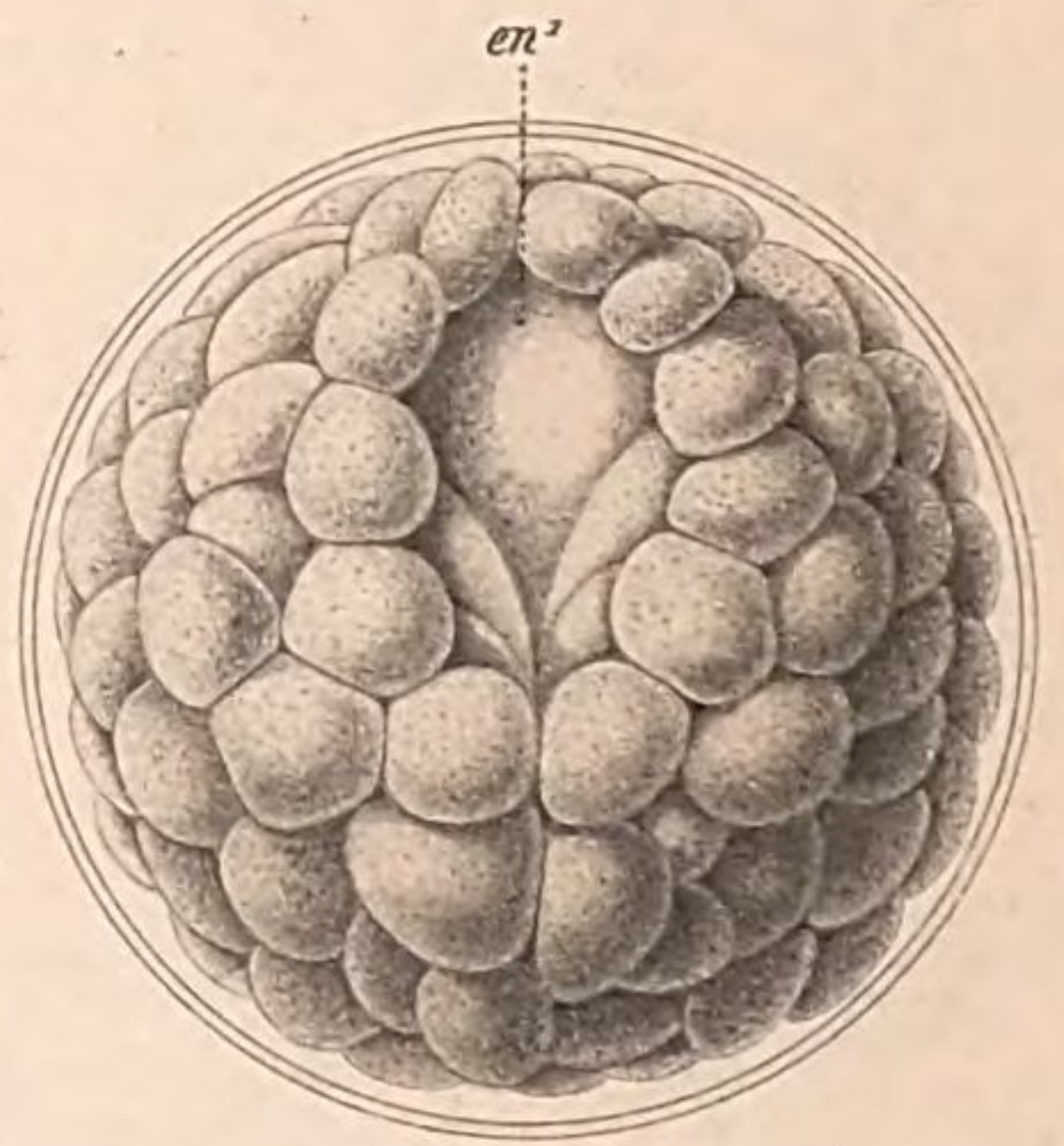
6







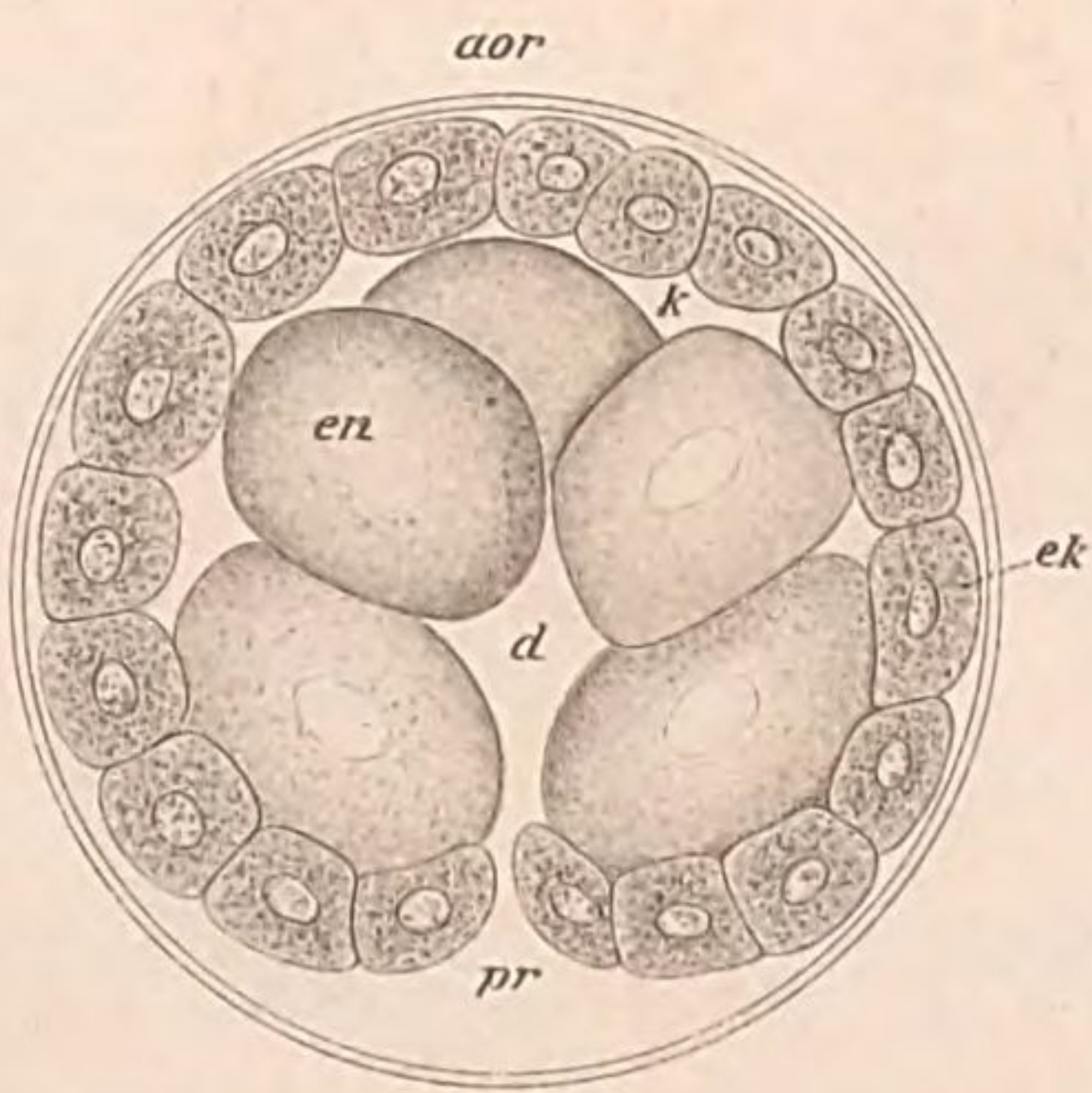
13



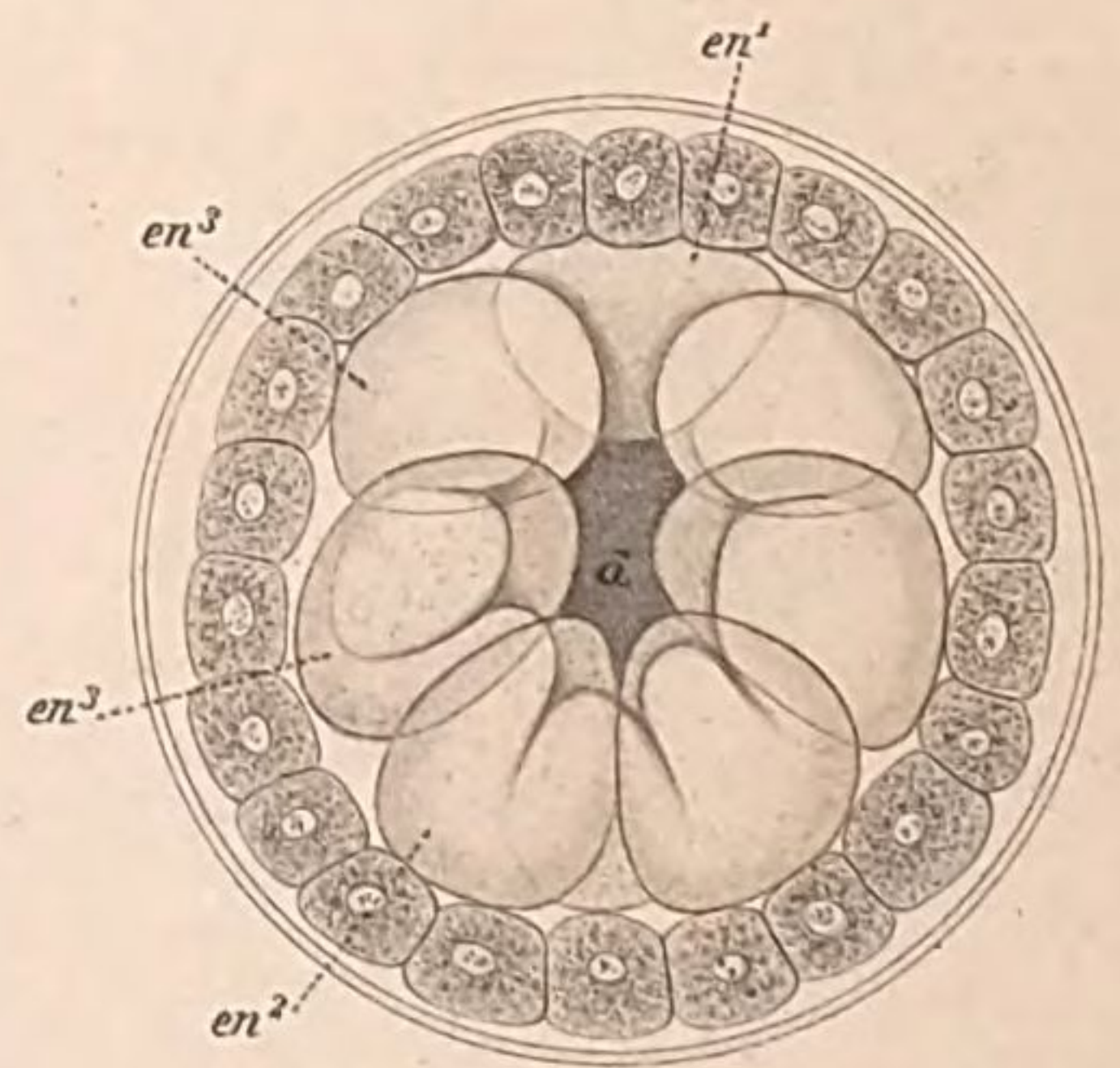
16



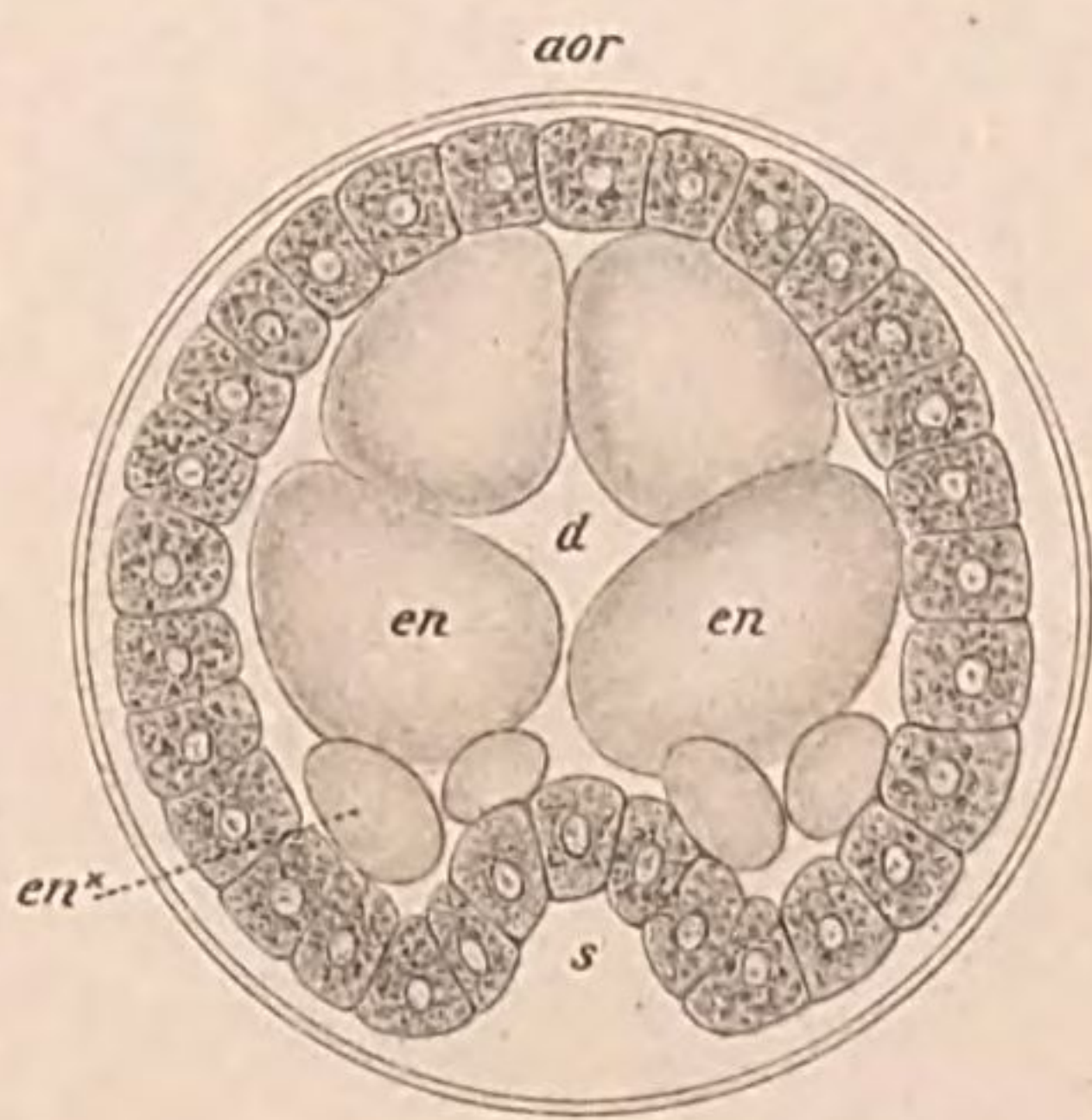
17



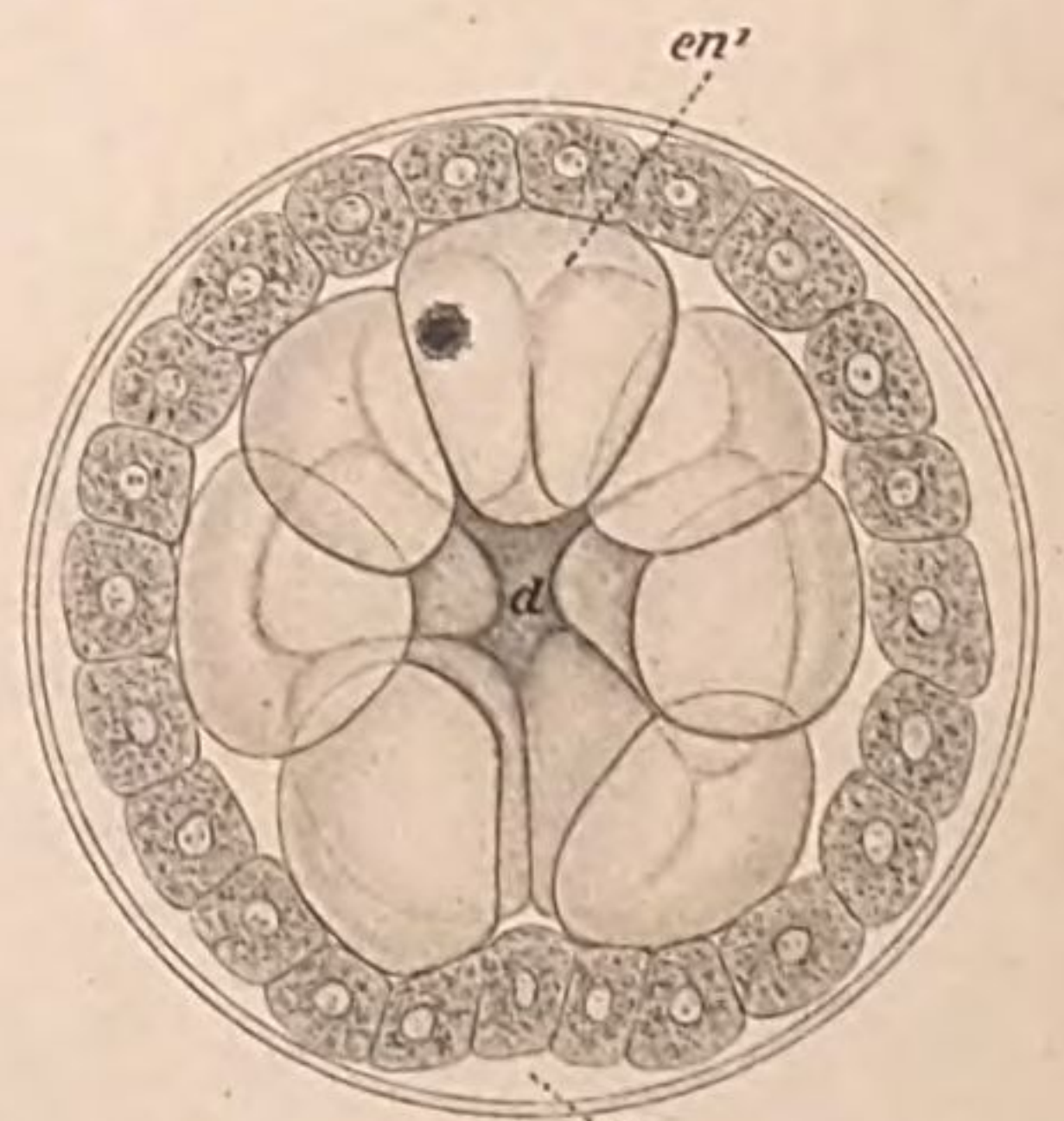
14



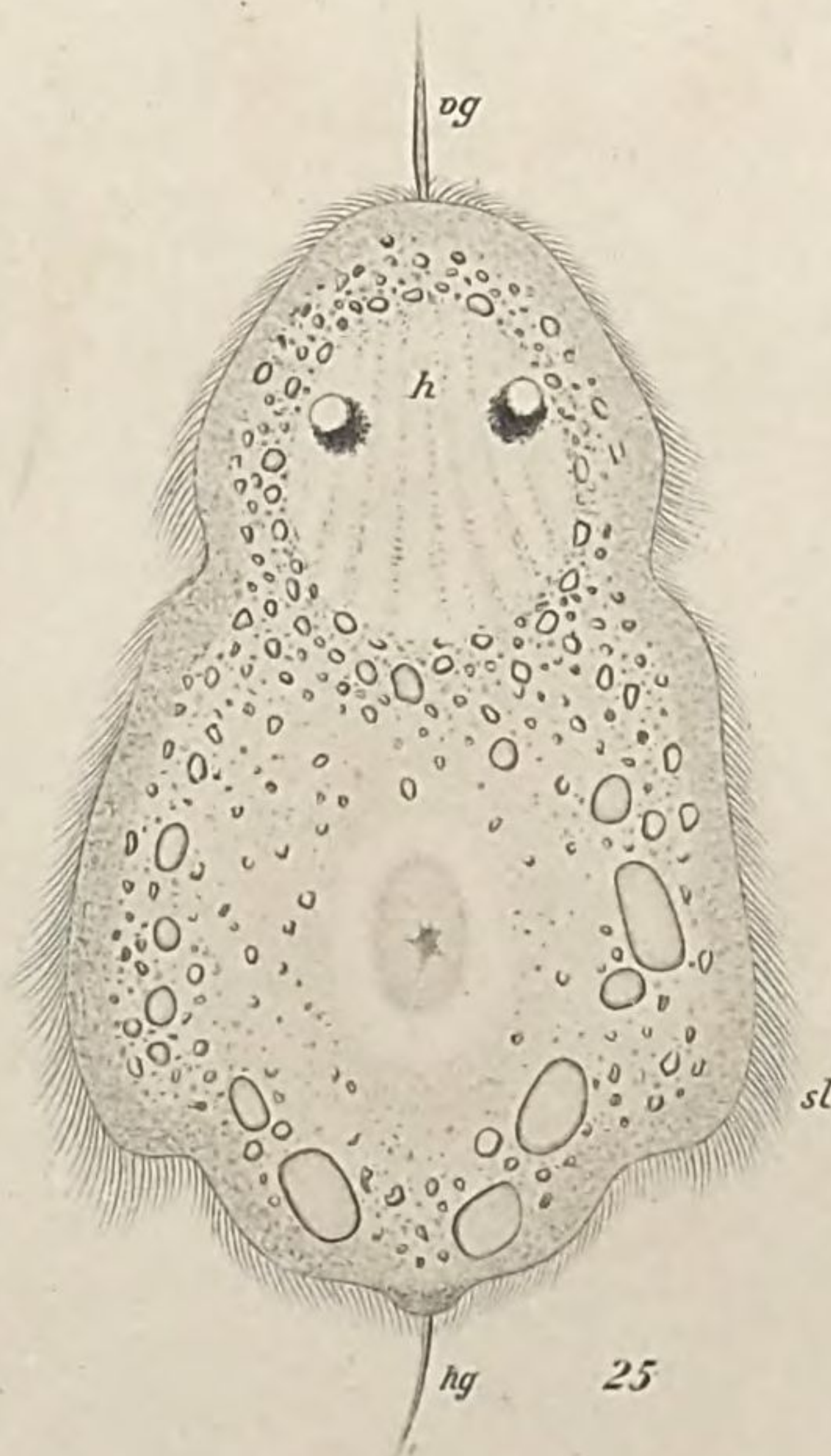
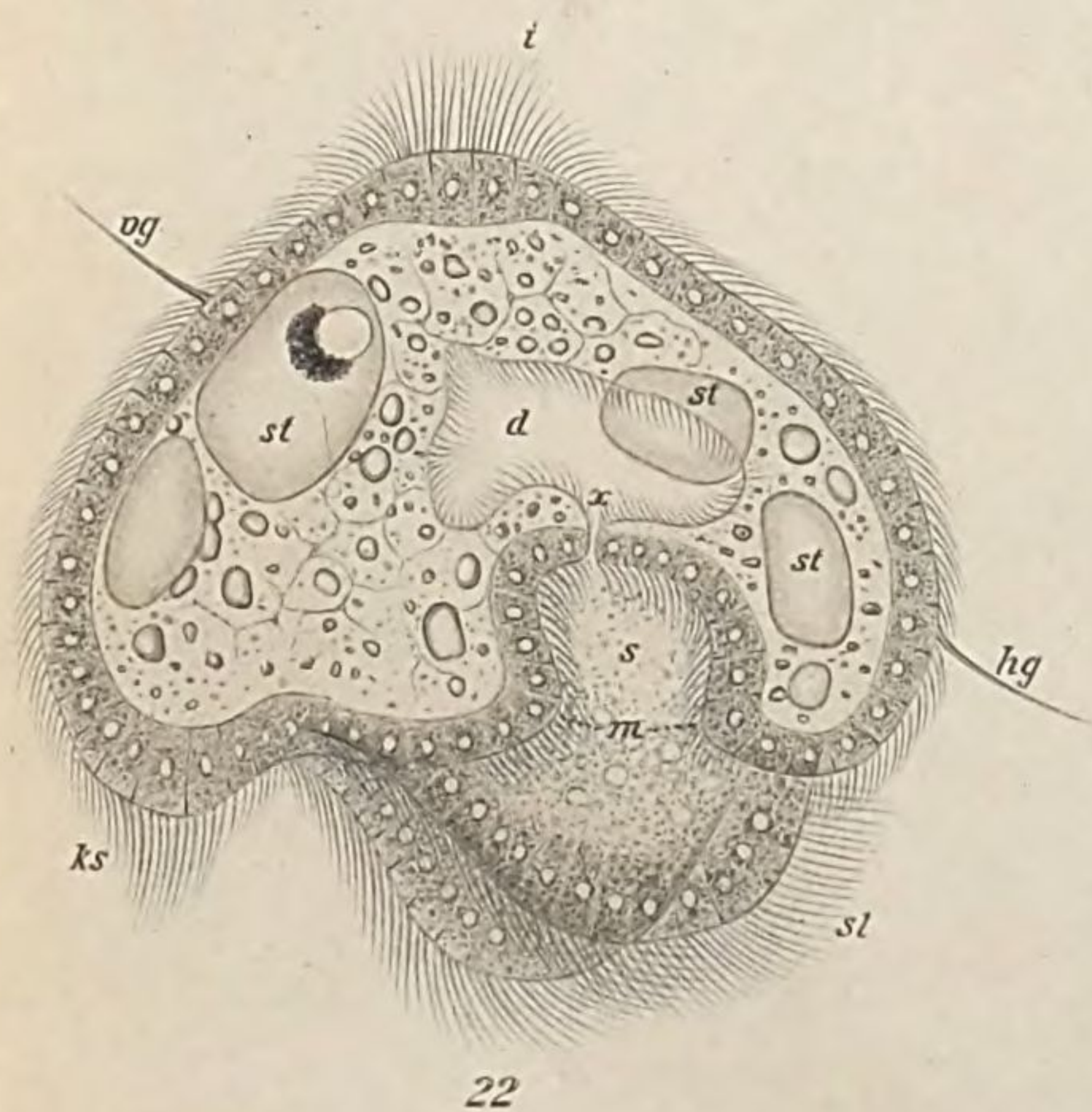
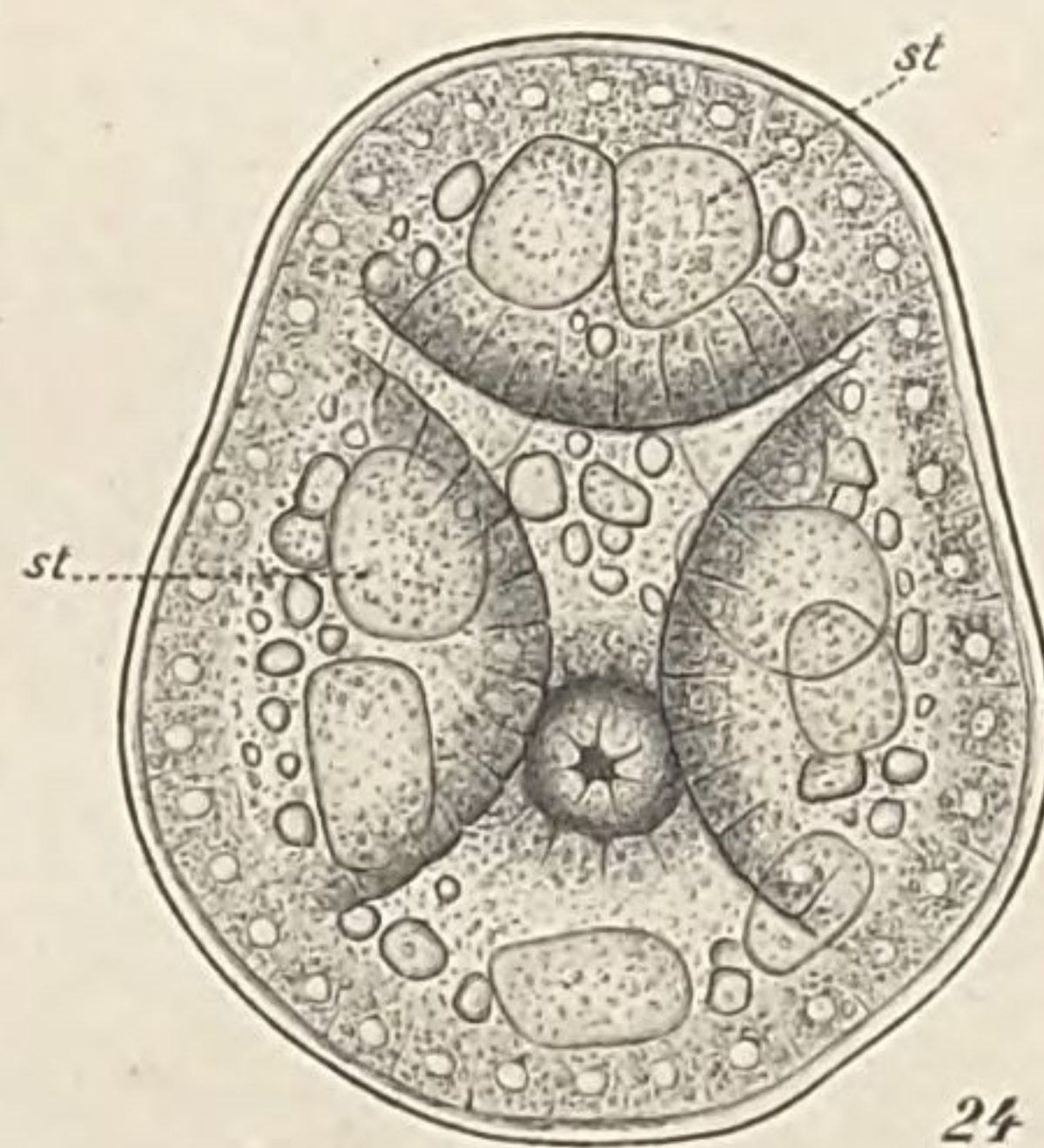
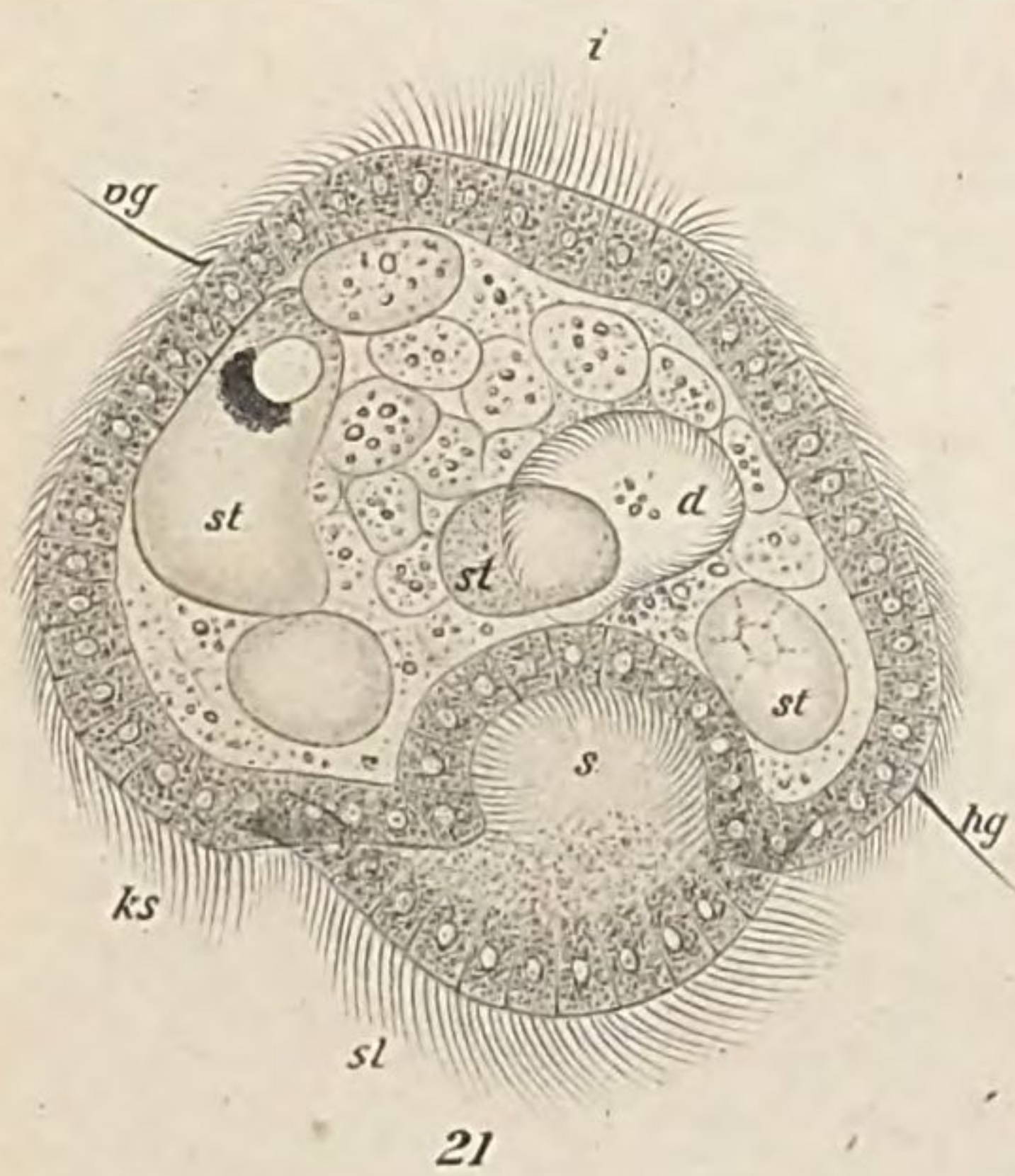
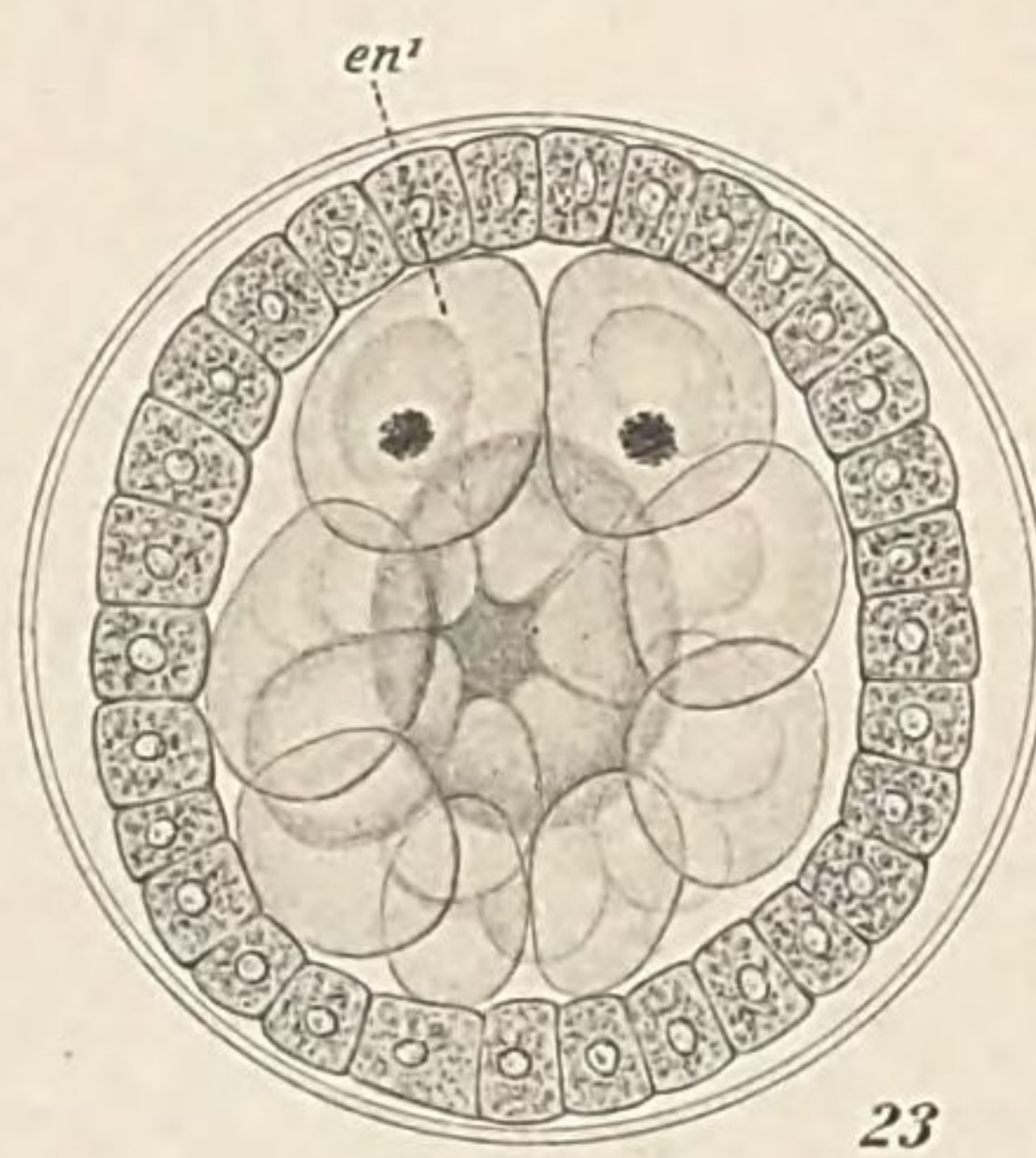
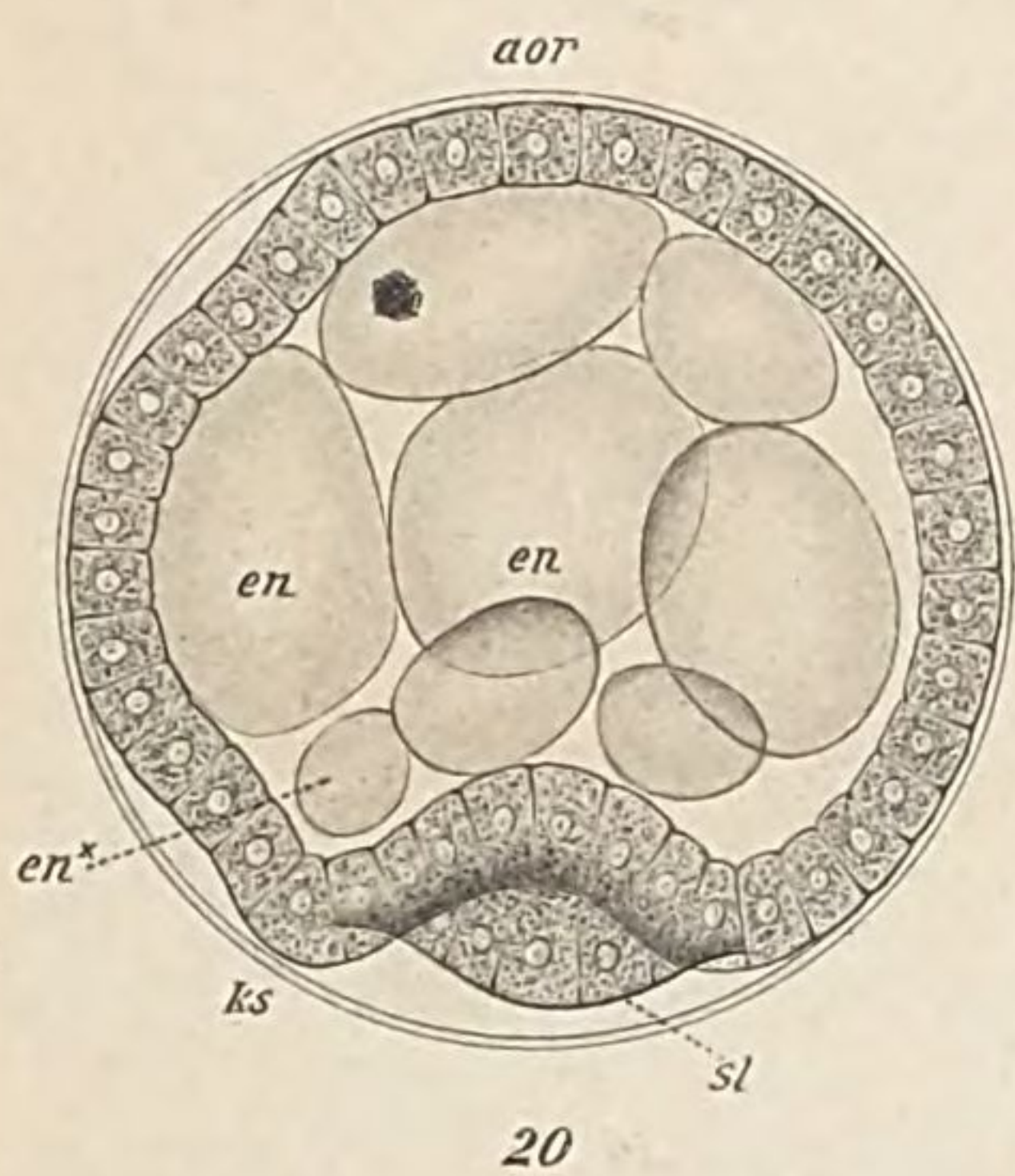
18

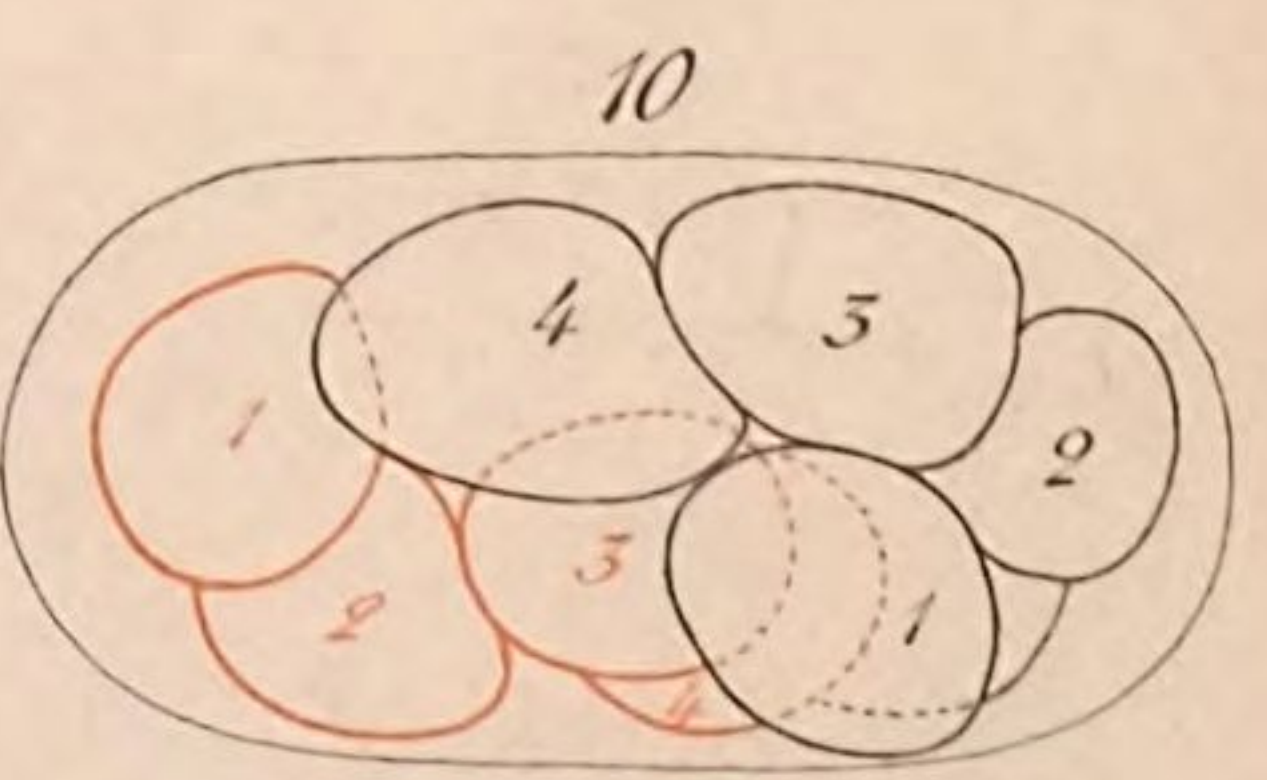
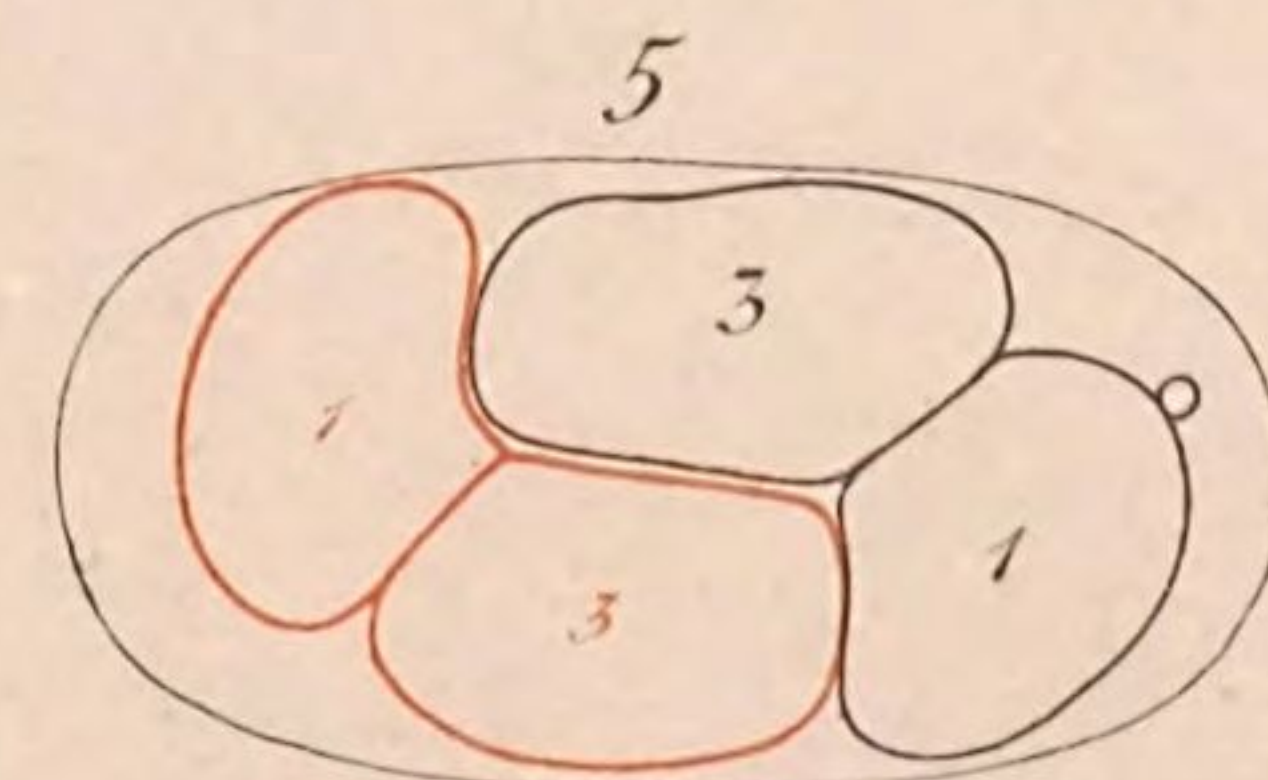
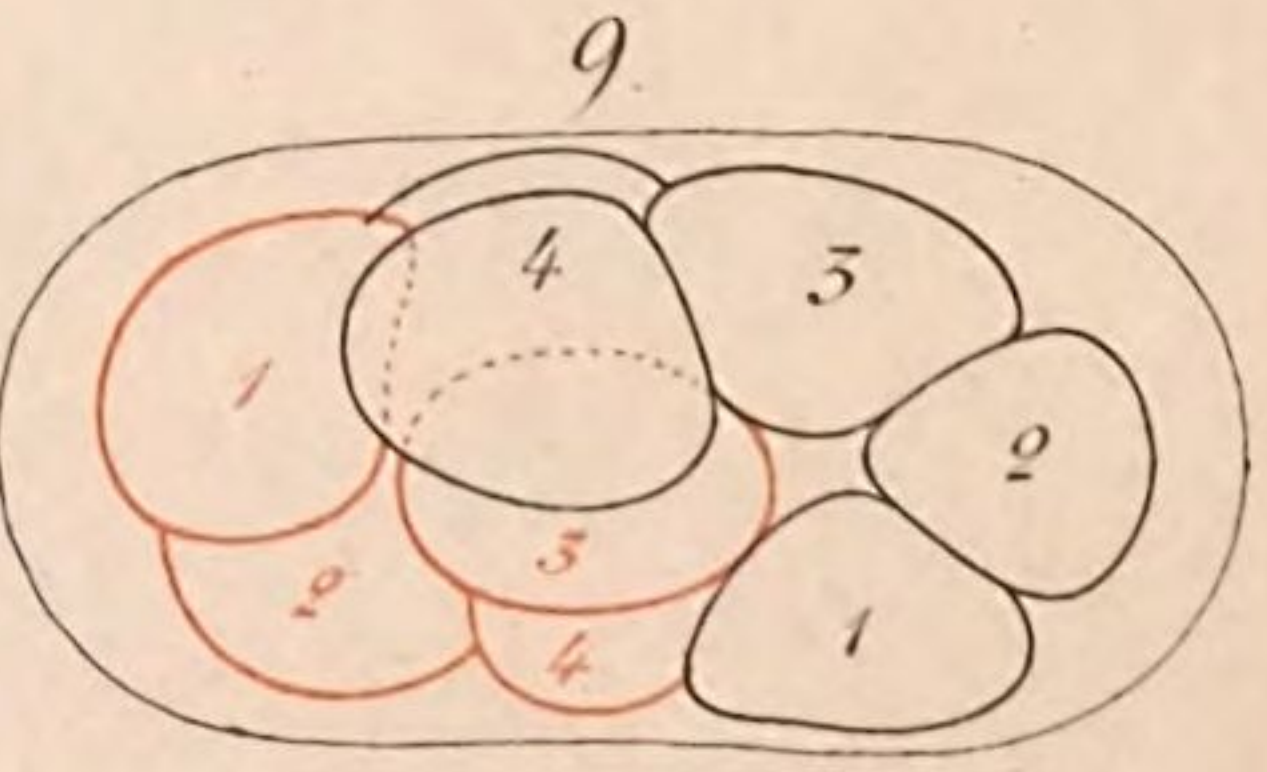
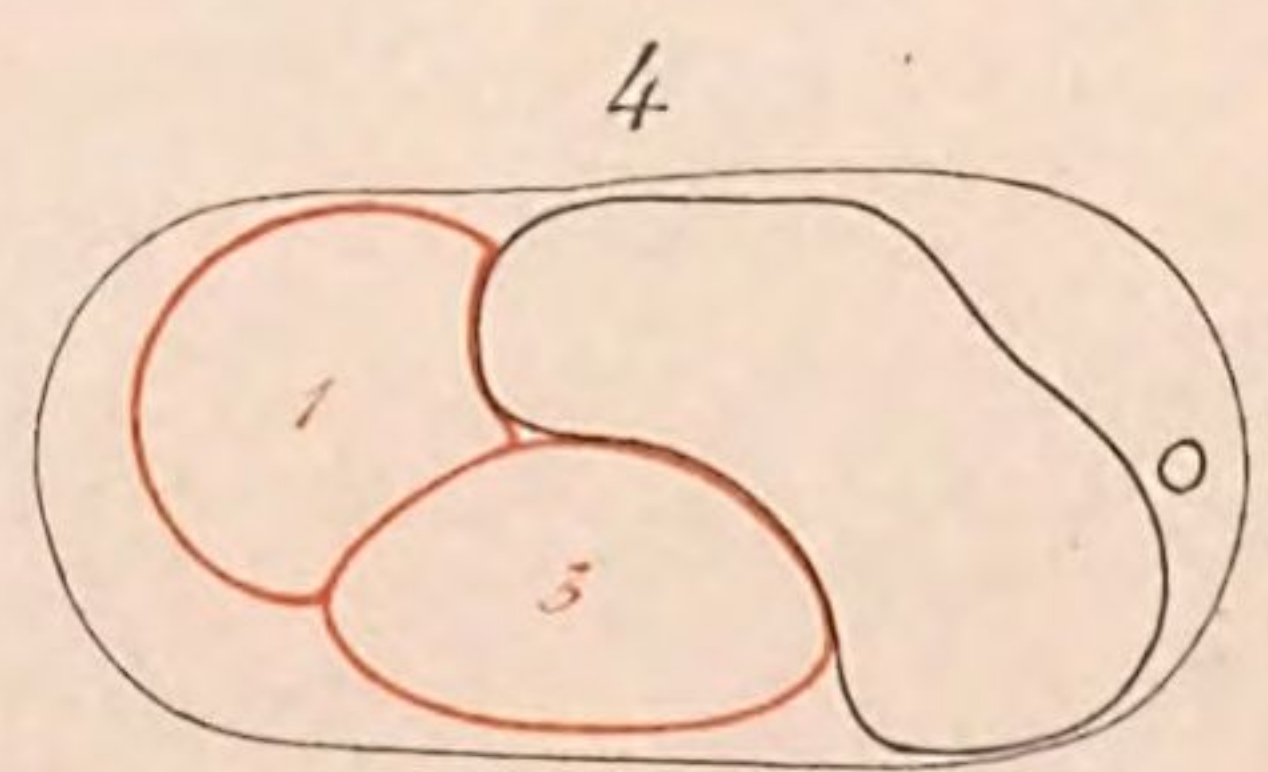
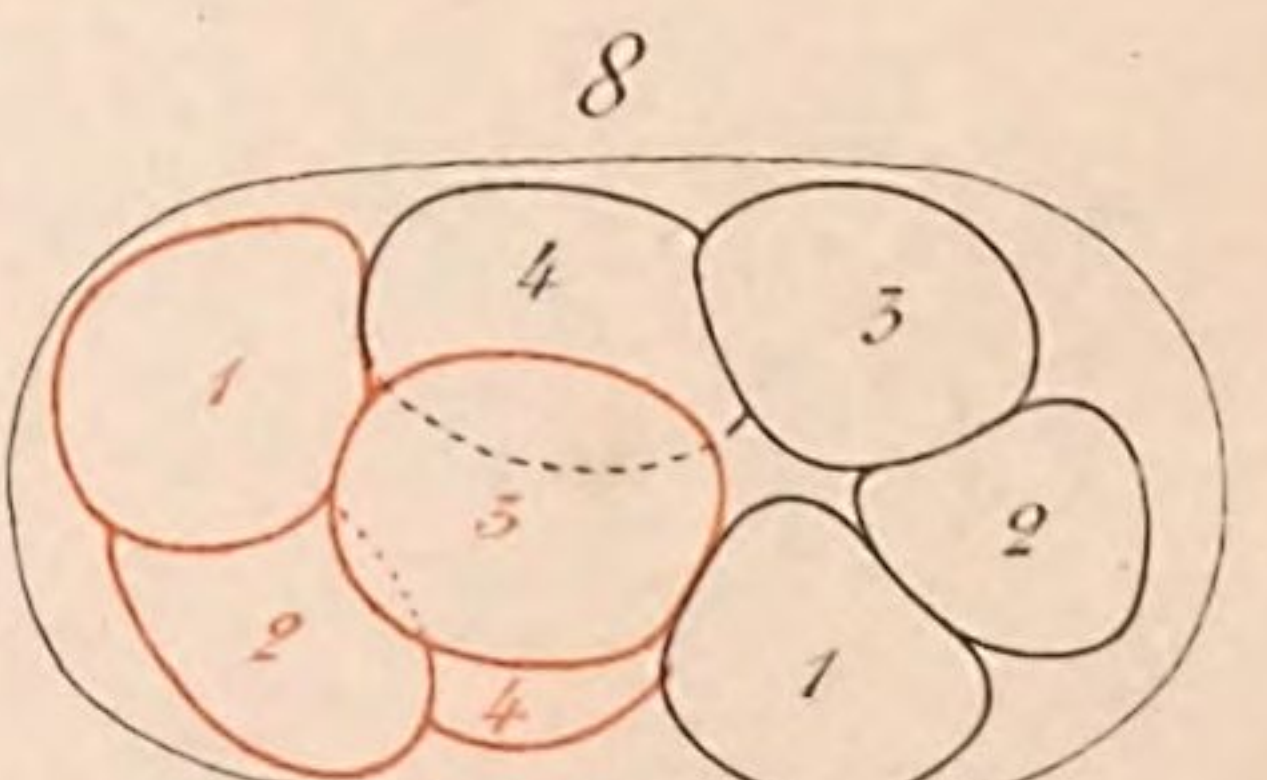
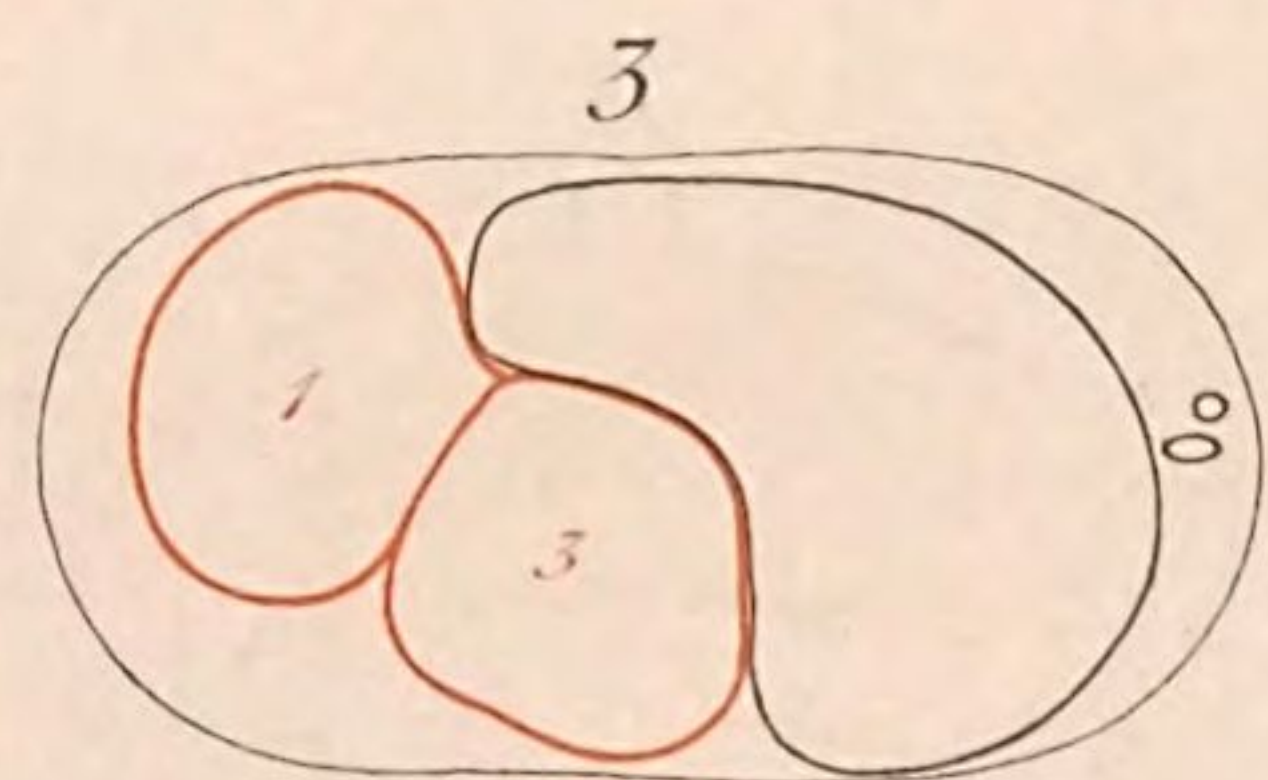
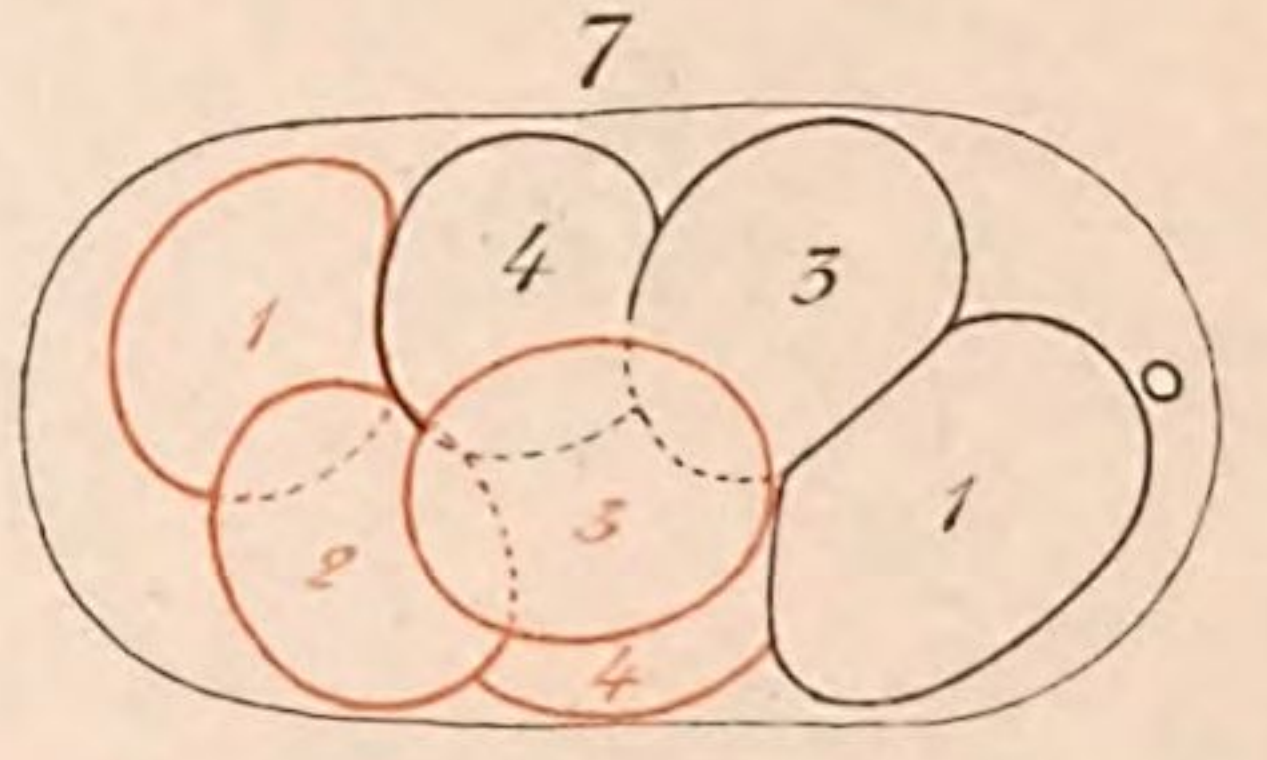
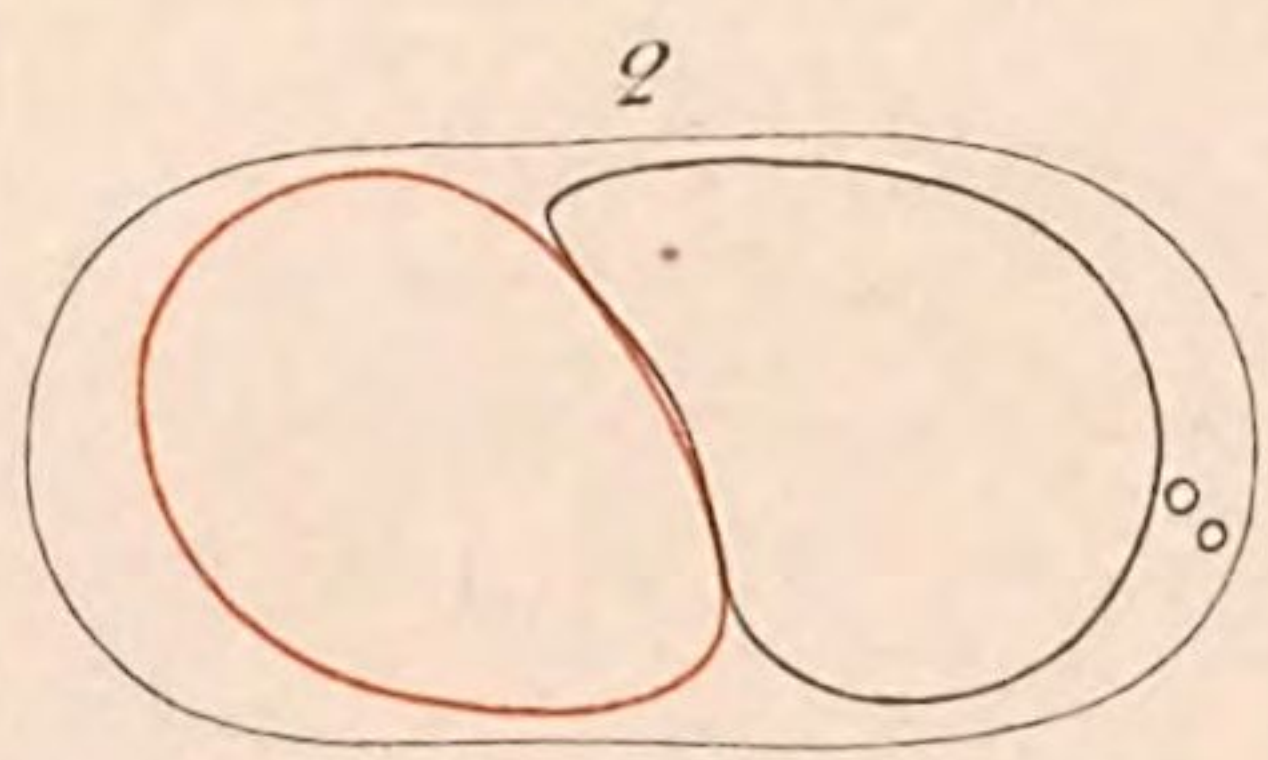
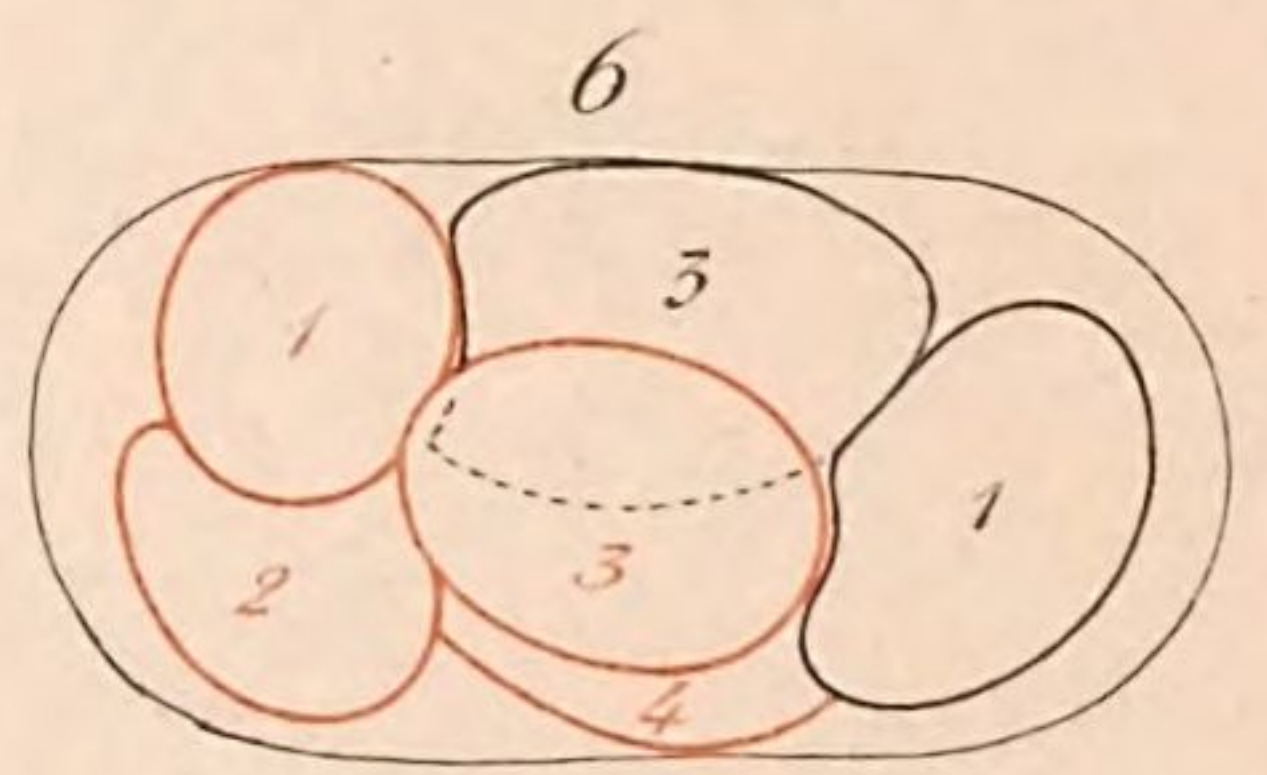
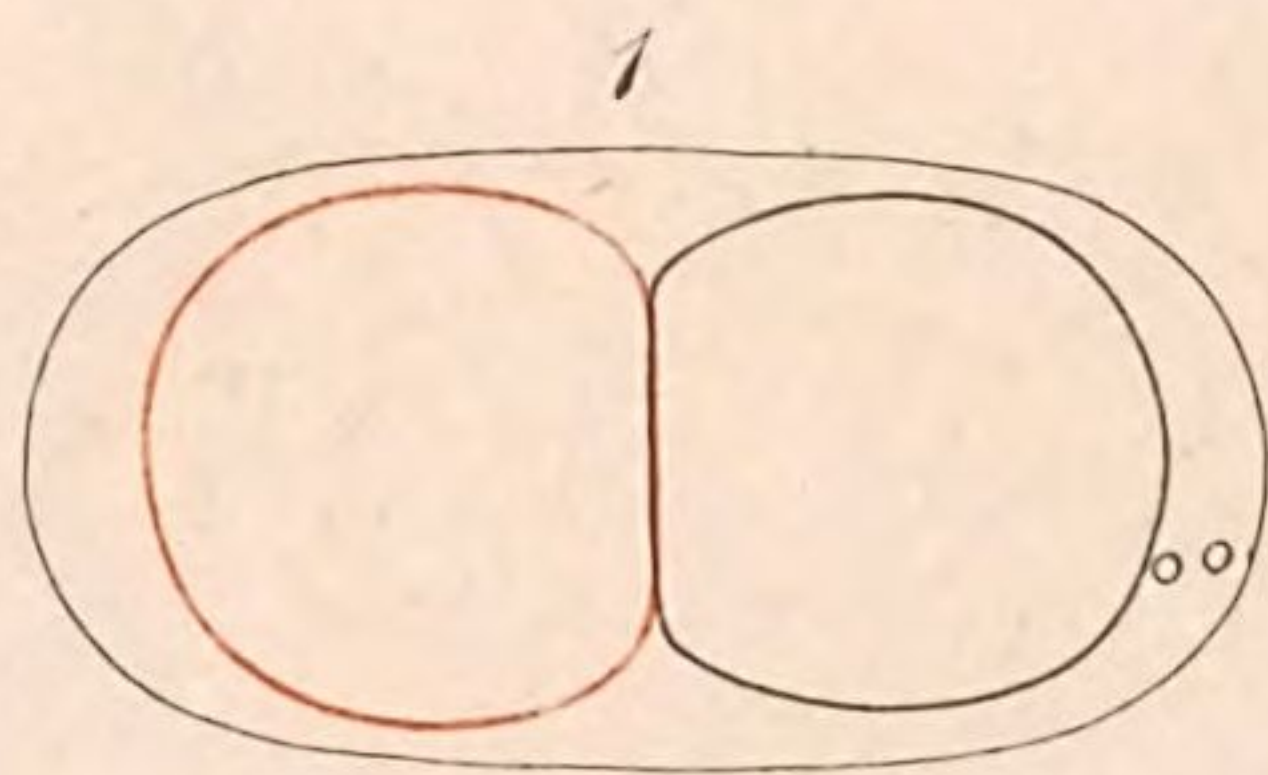


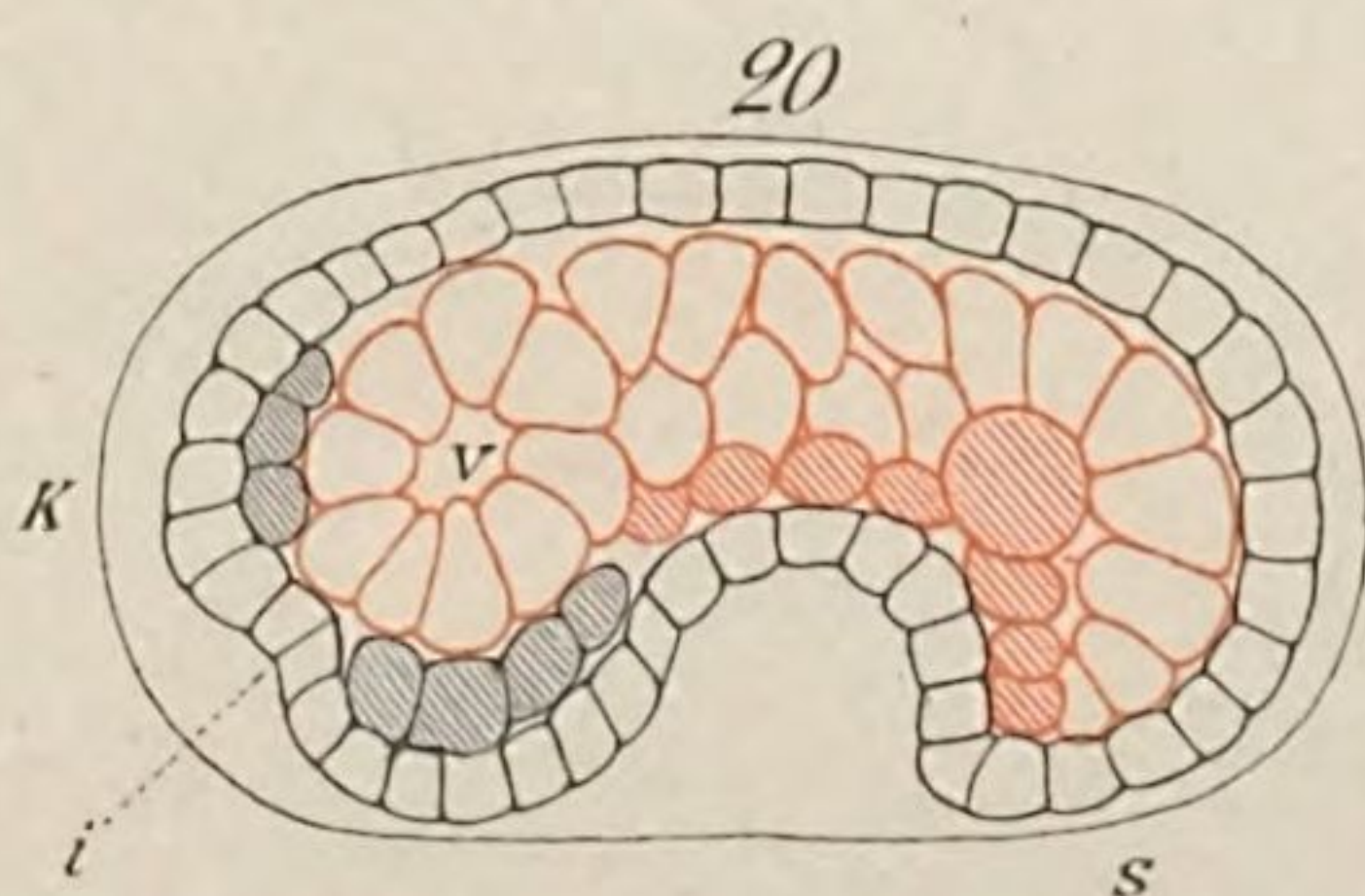
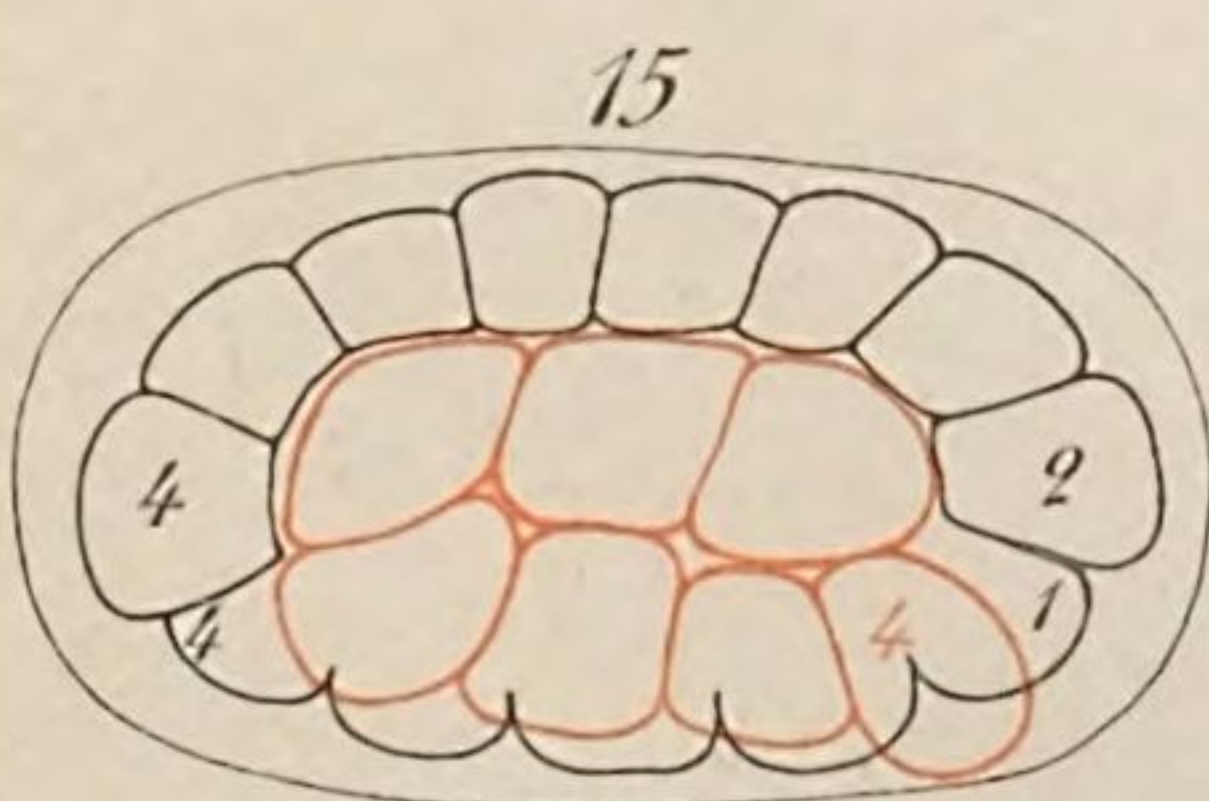
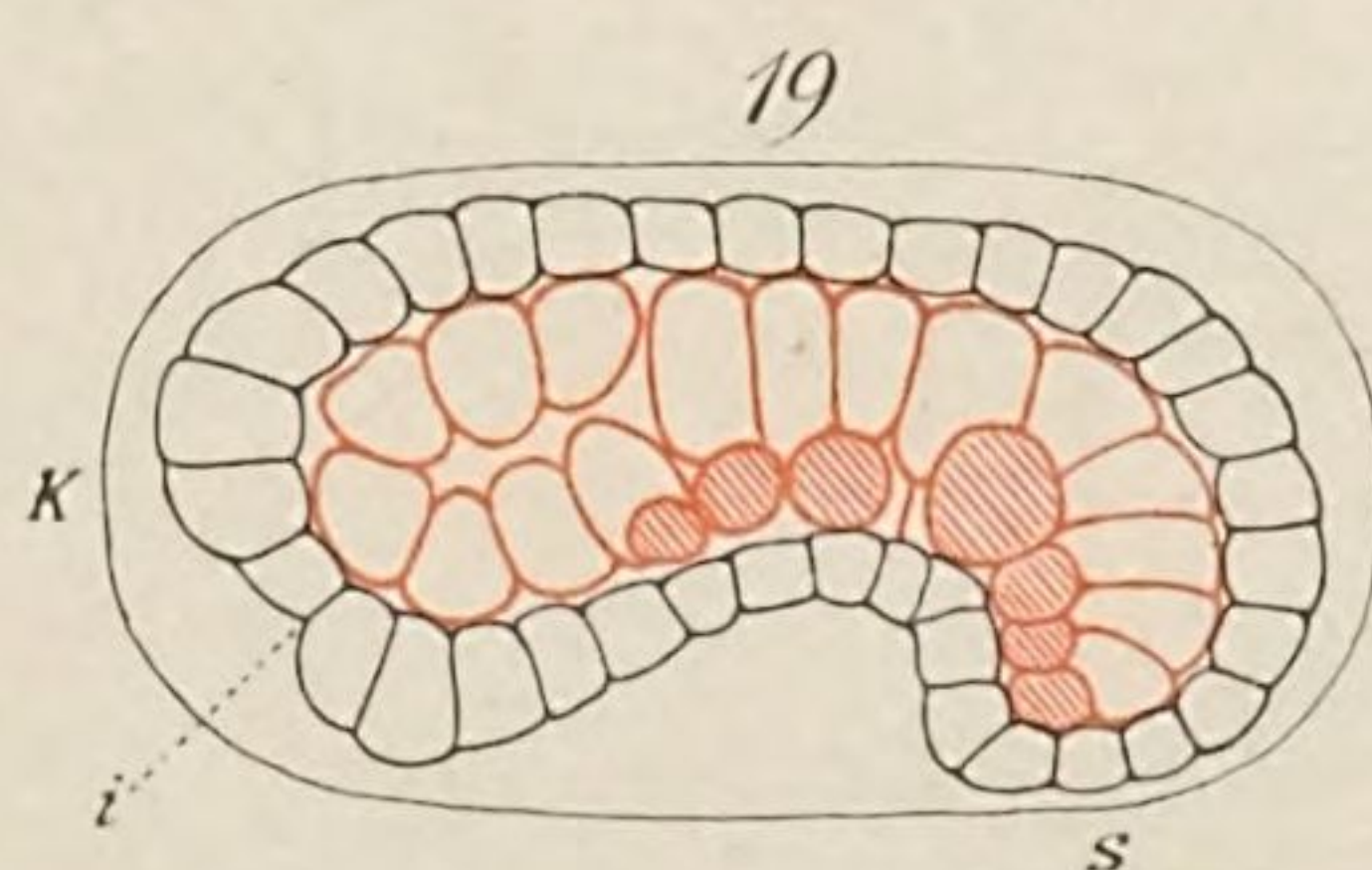
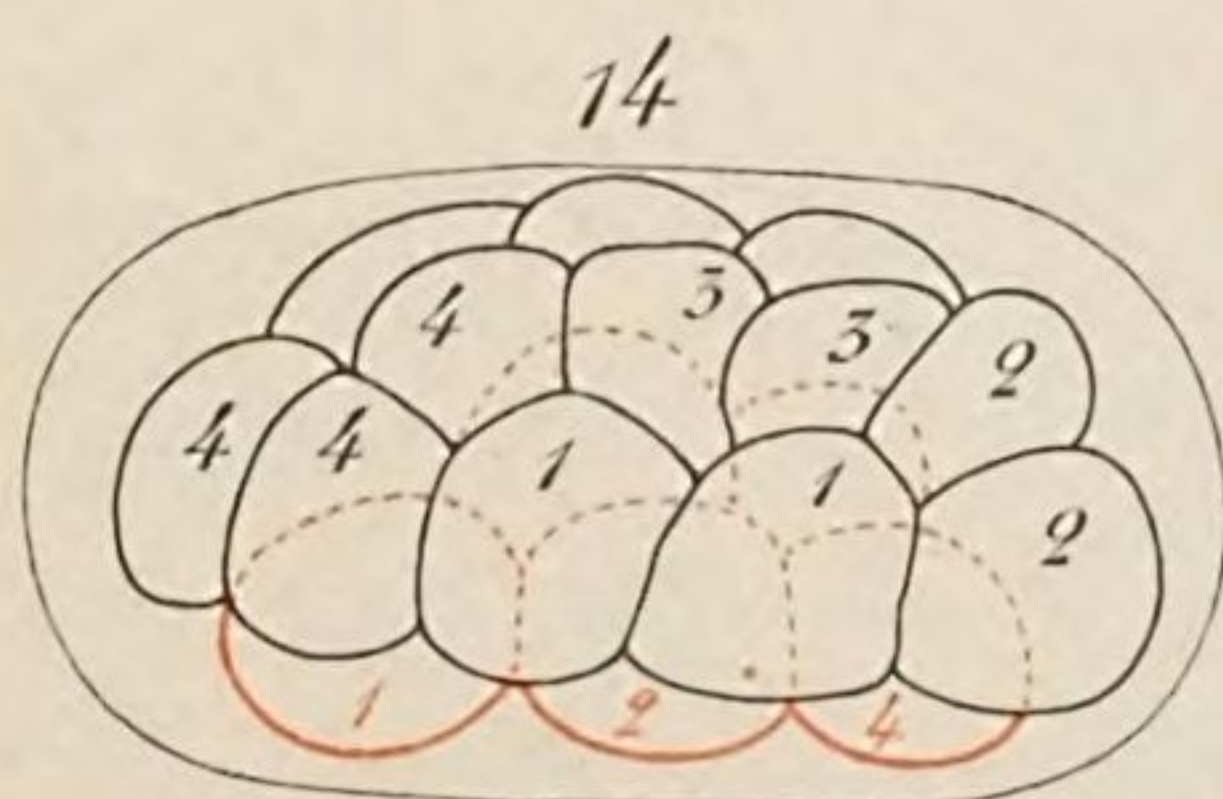
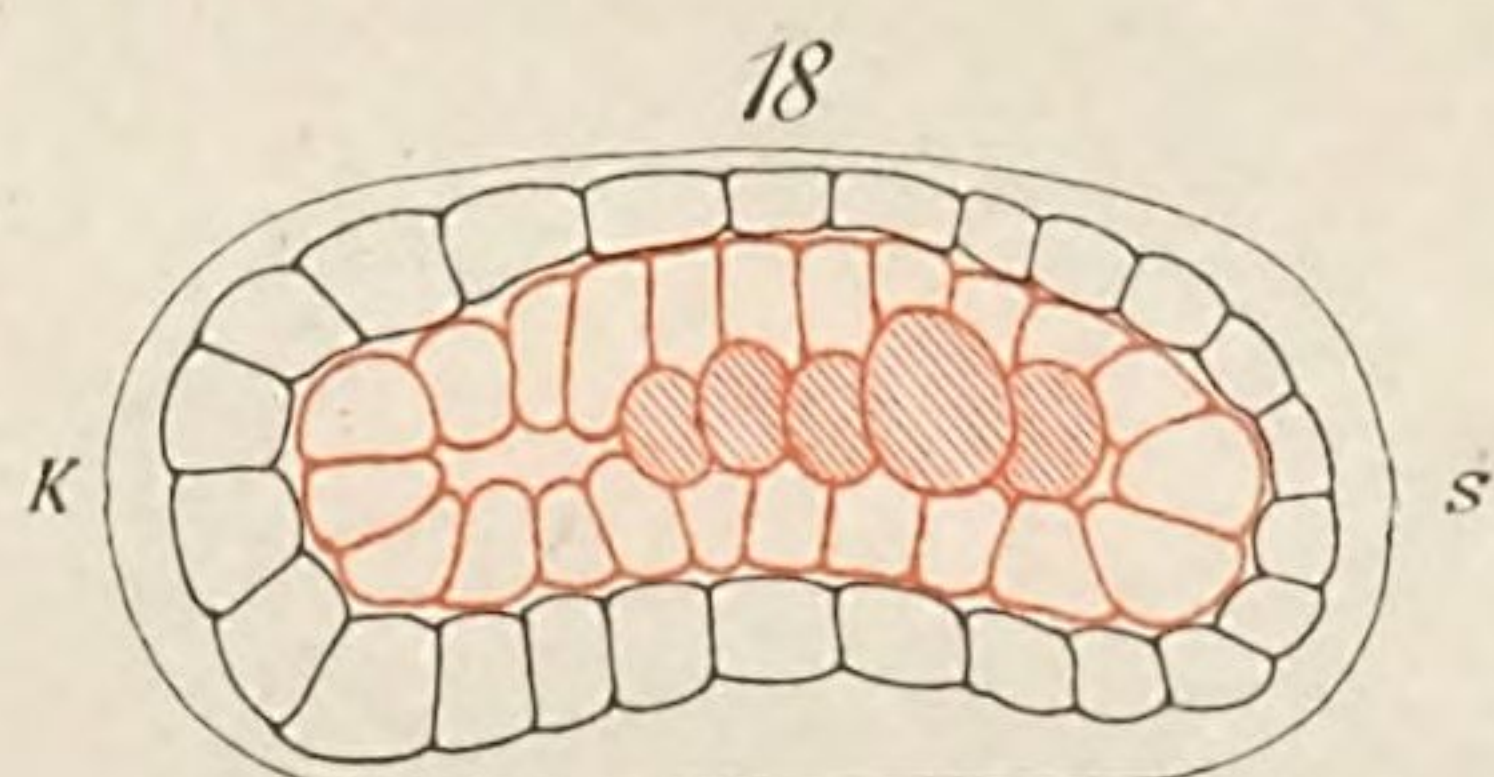
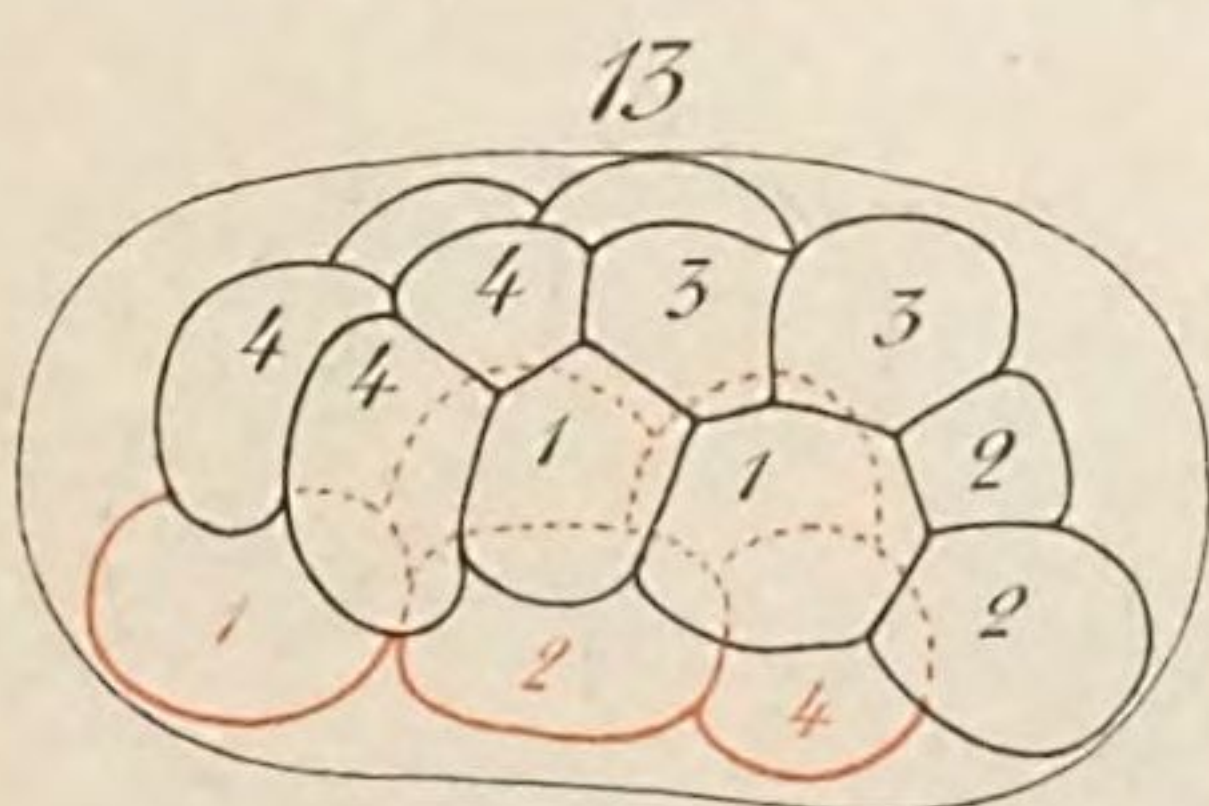
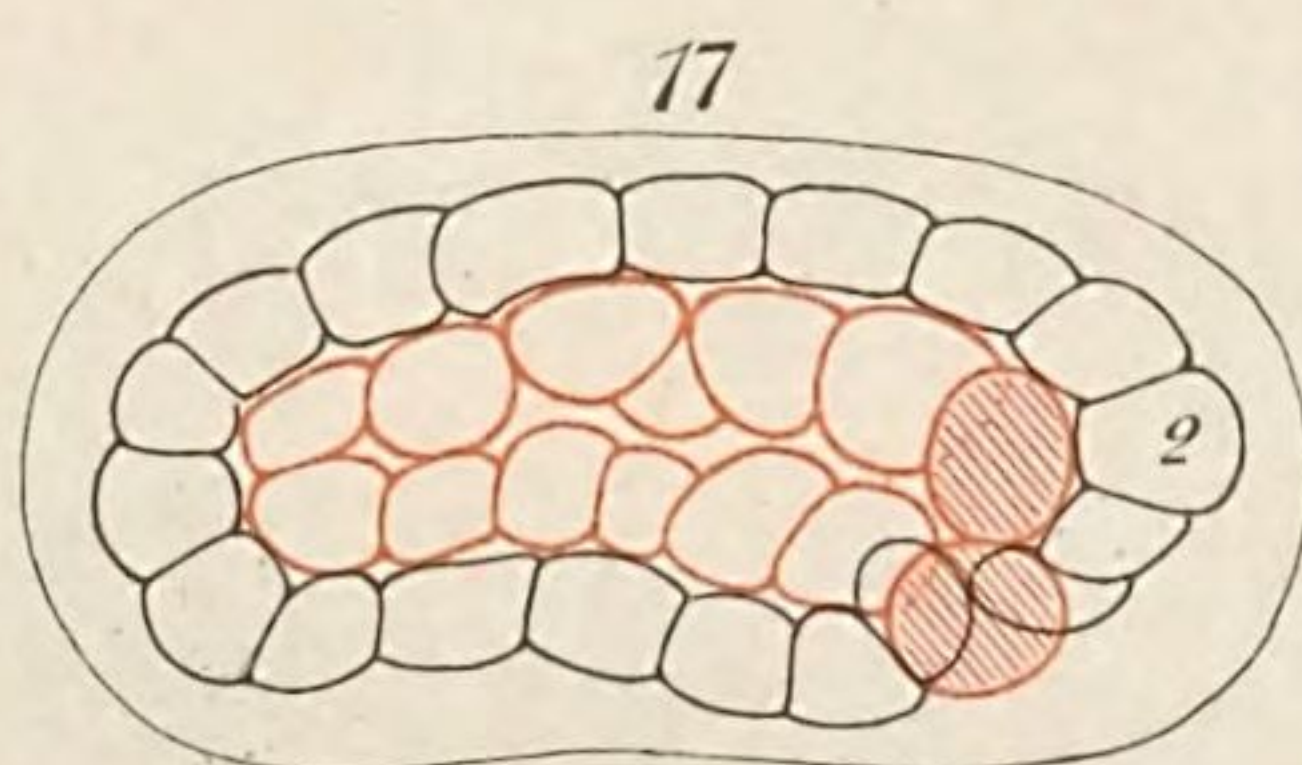
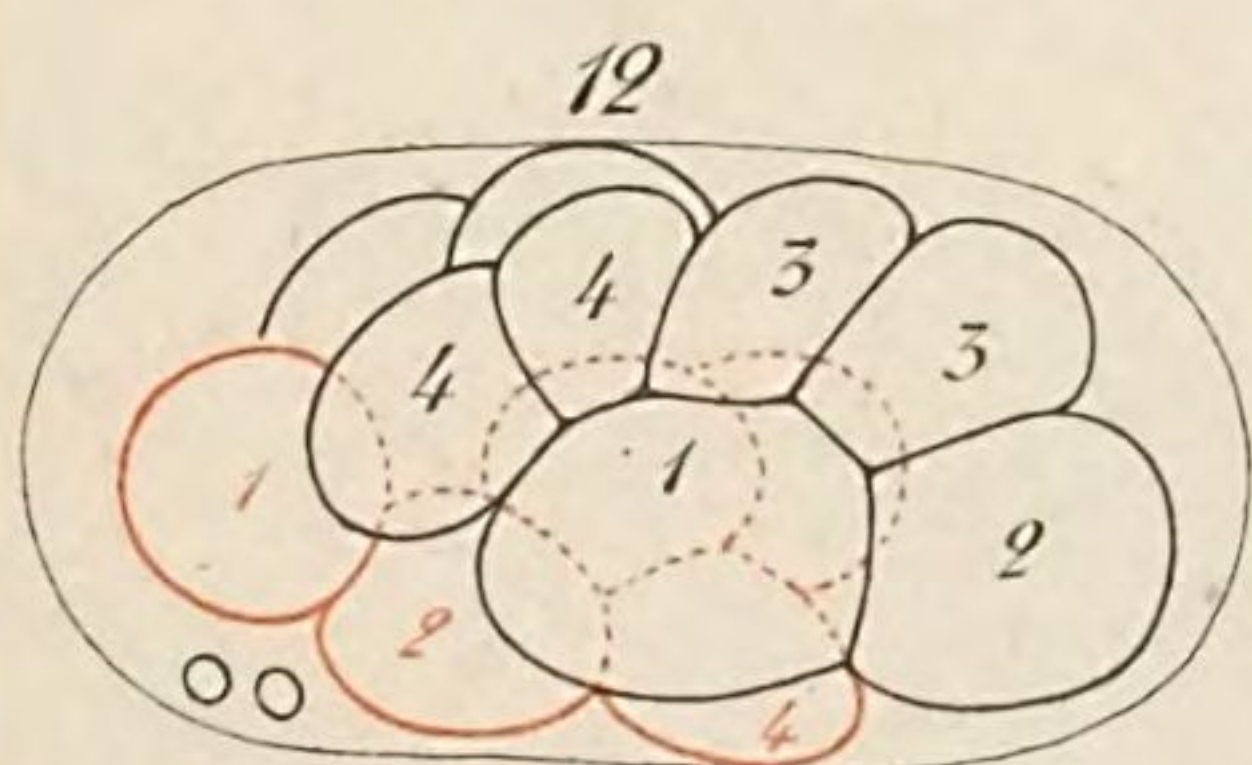
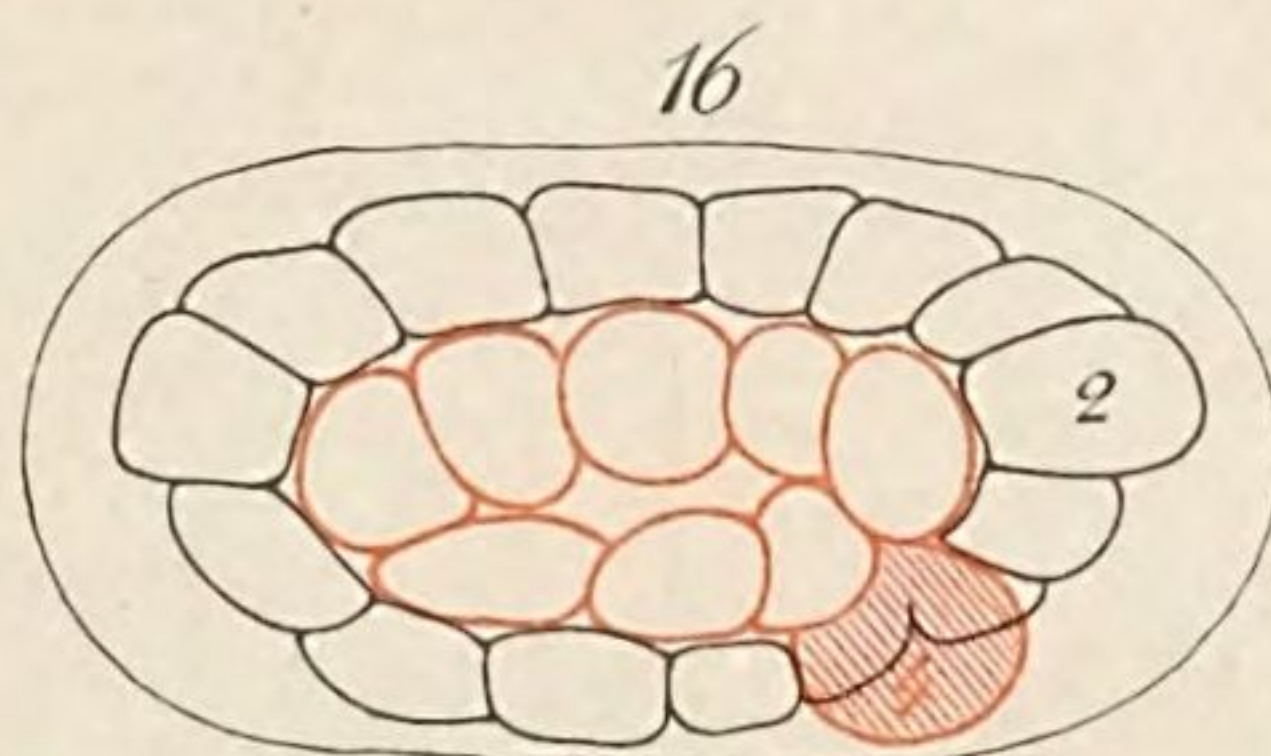
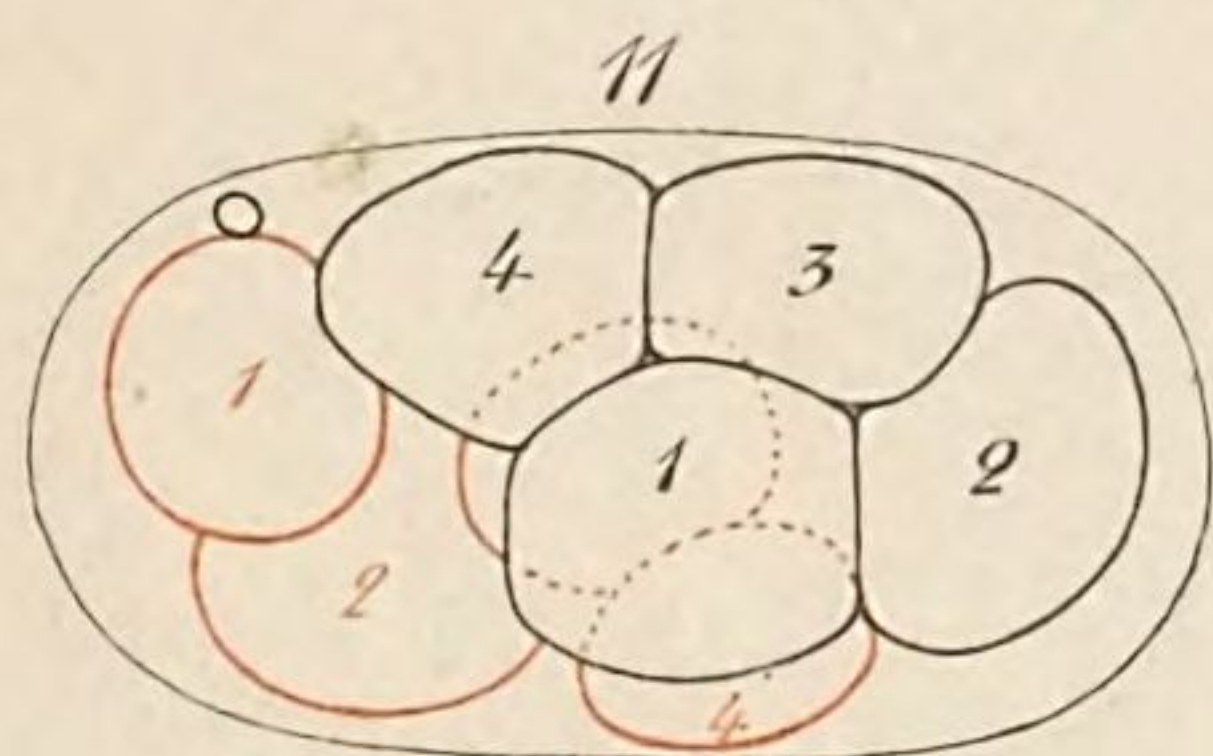
15

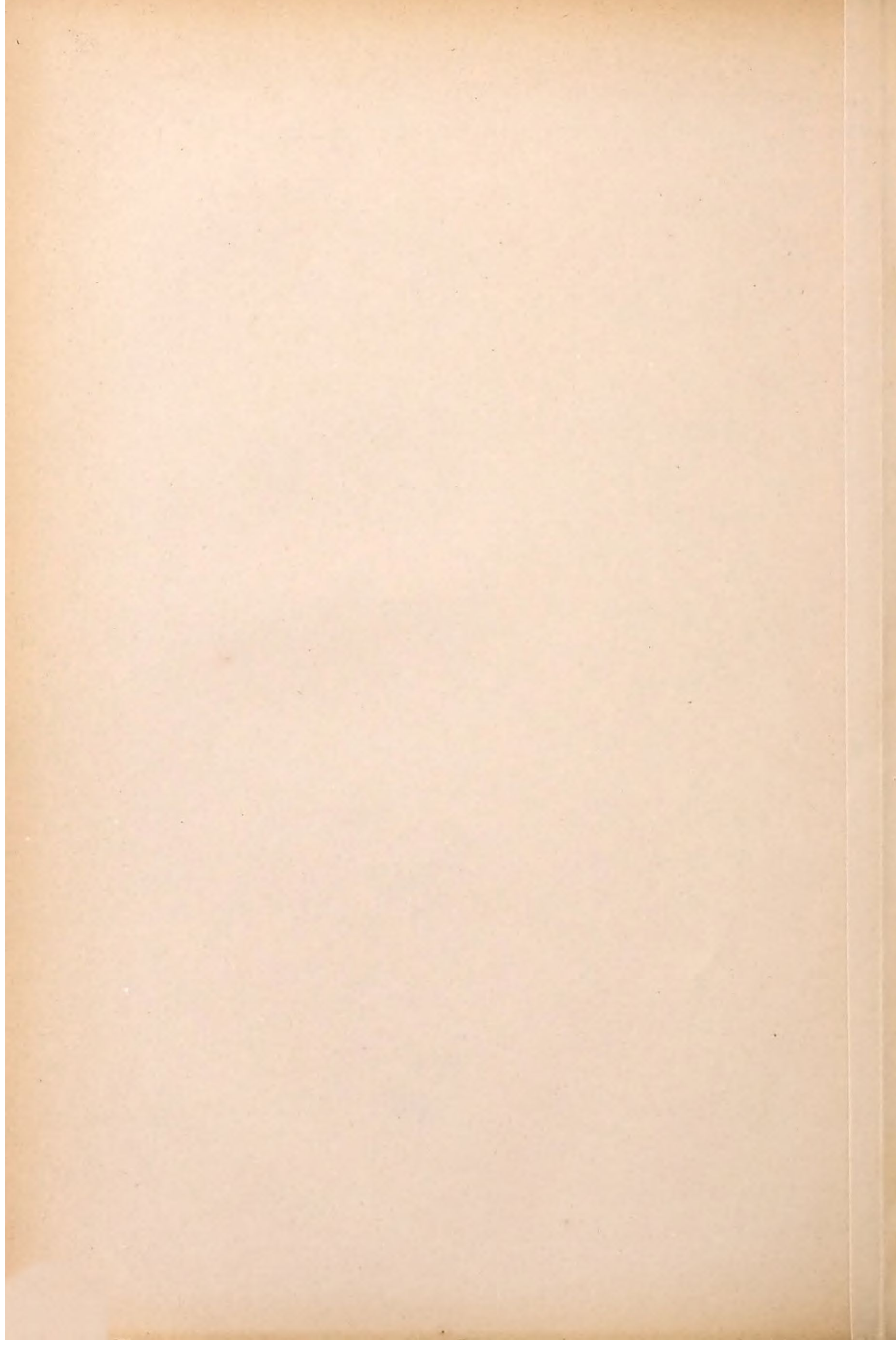


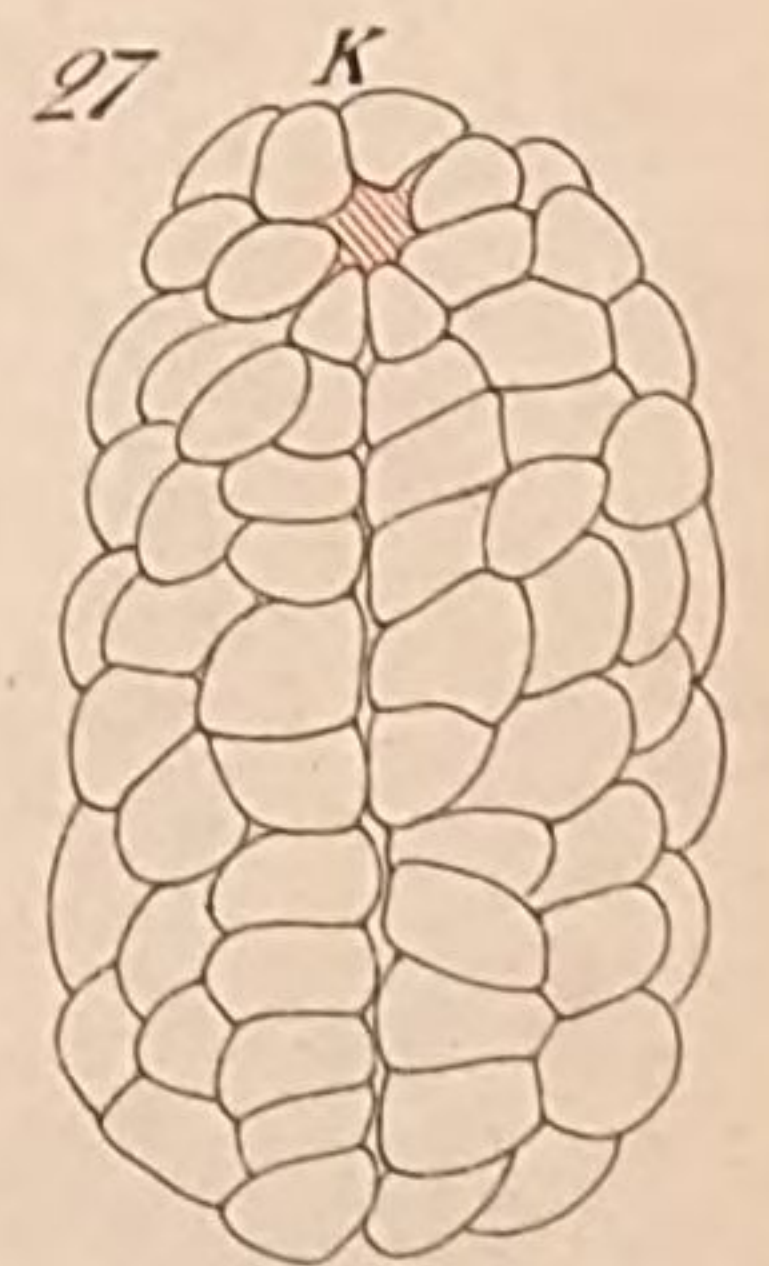
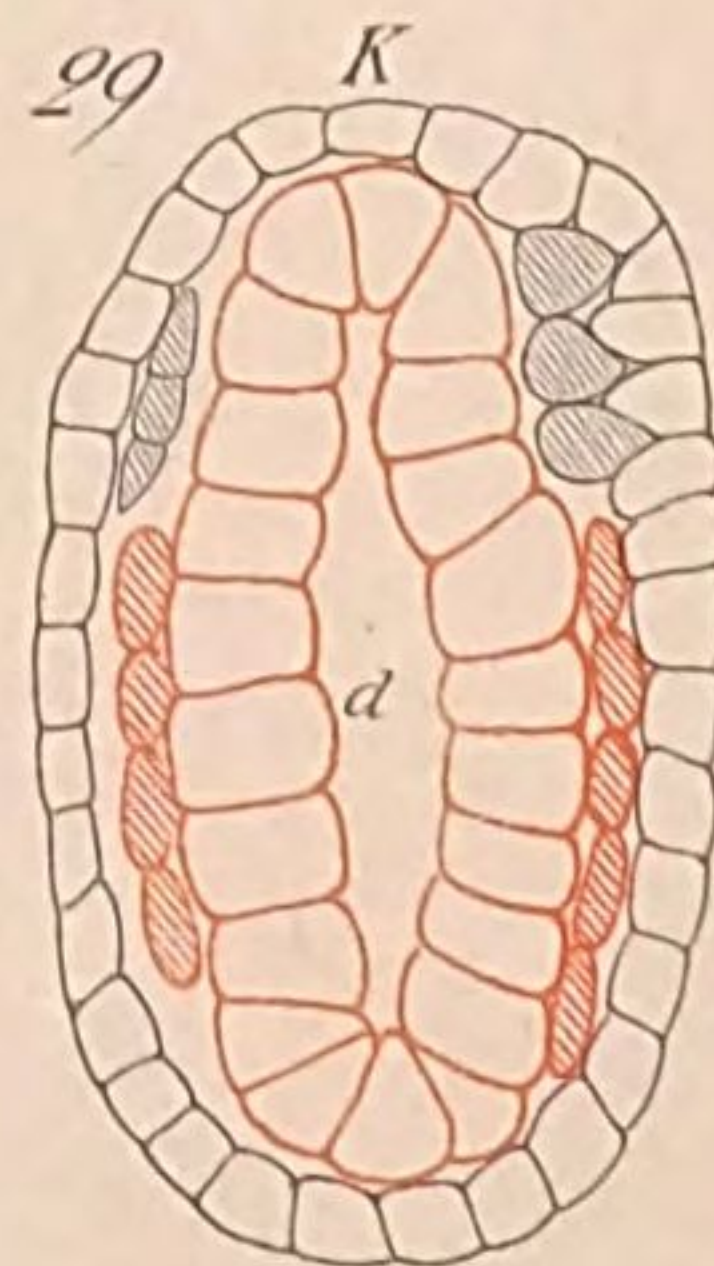
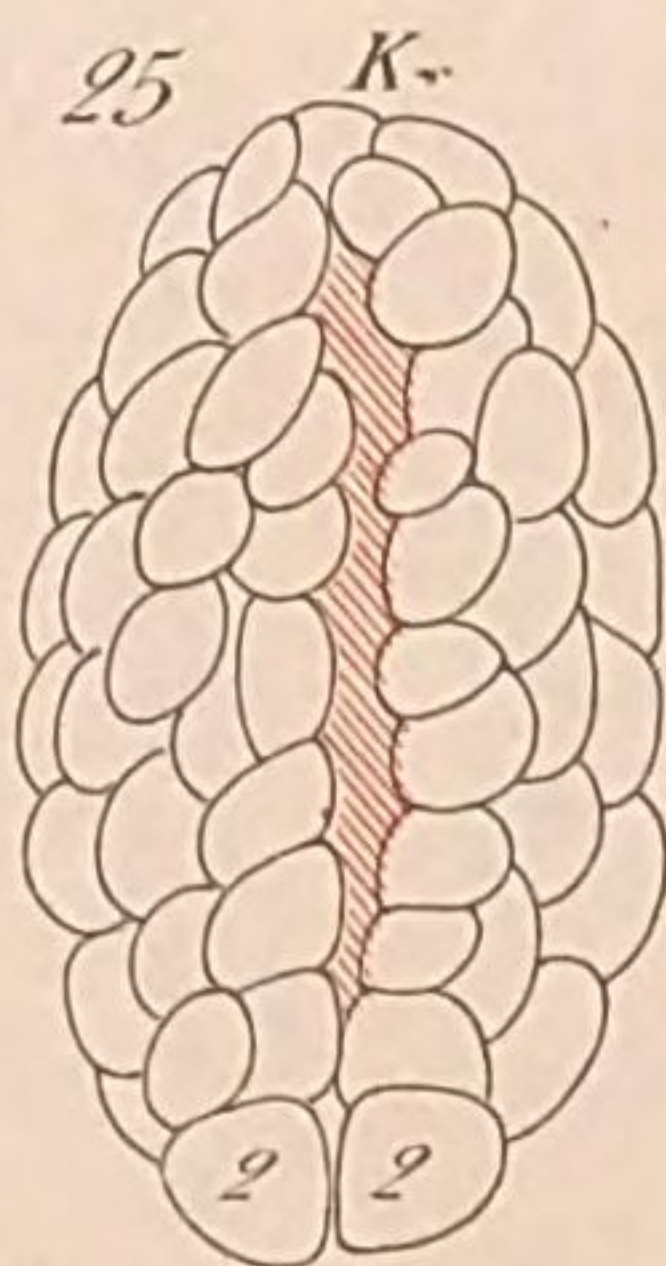
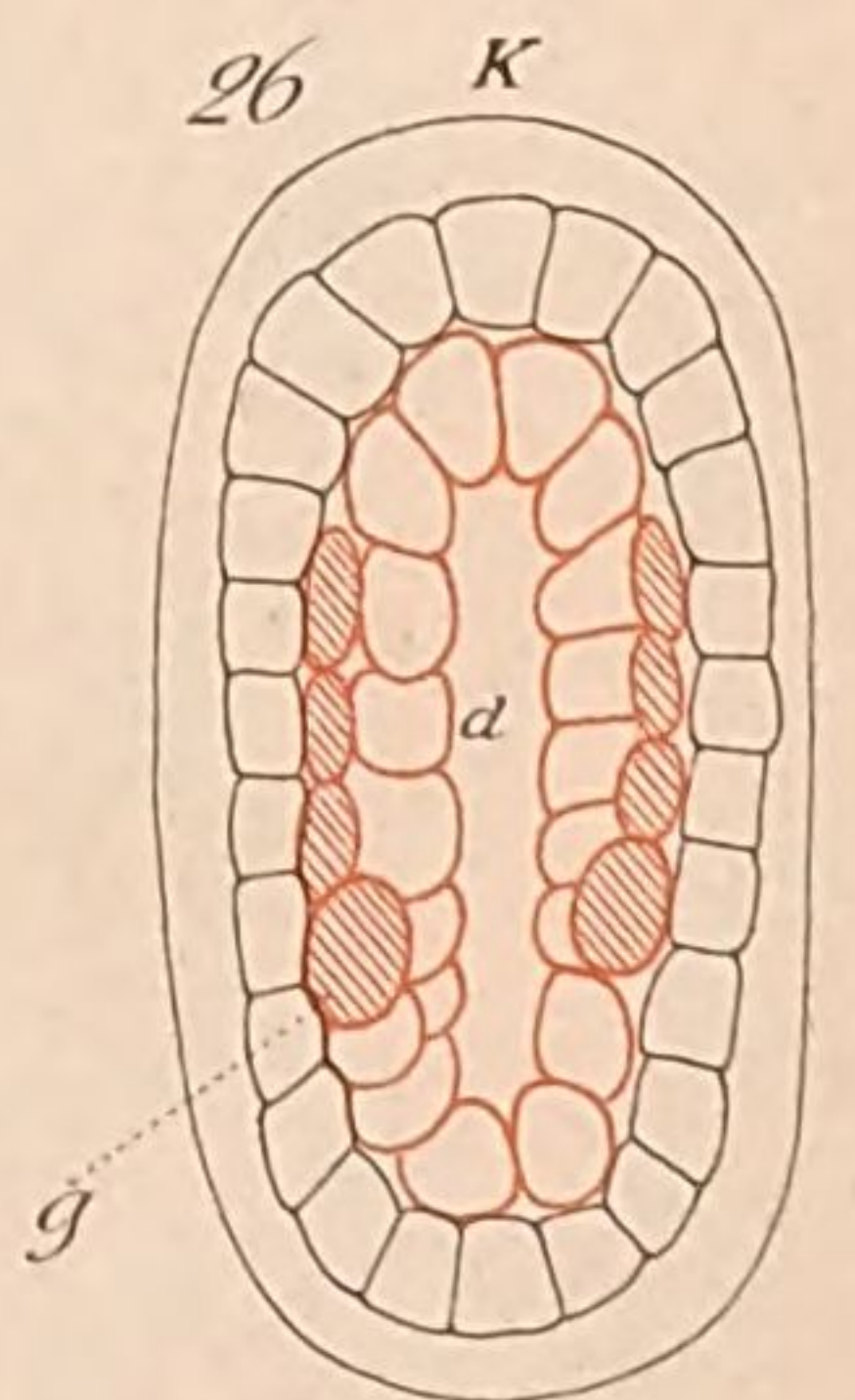
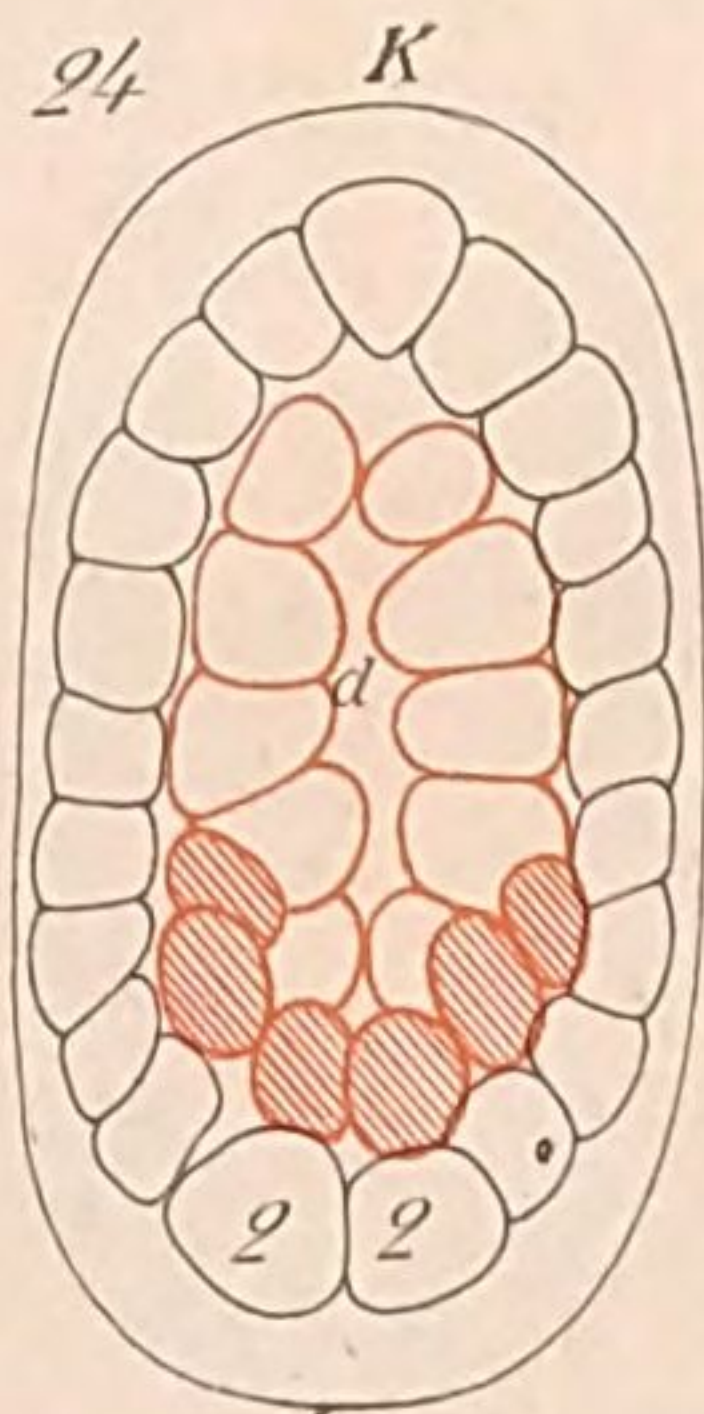
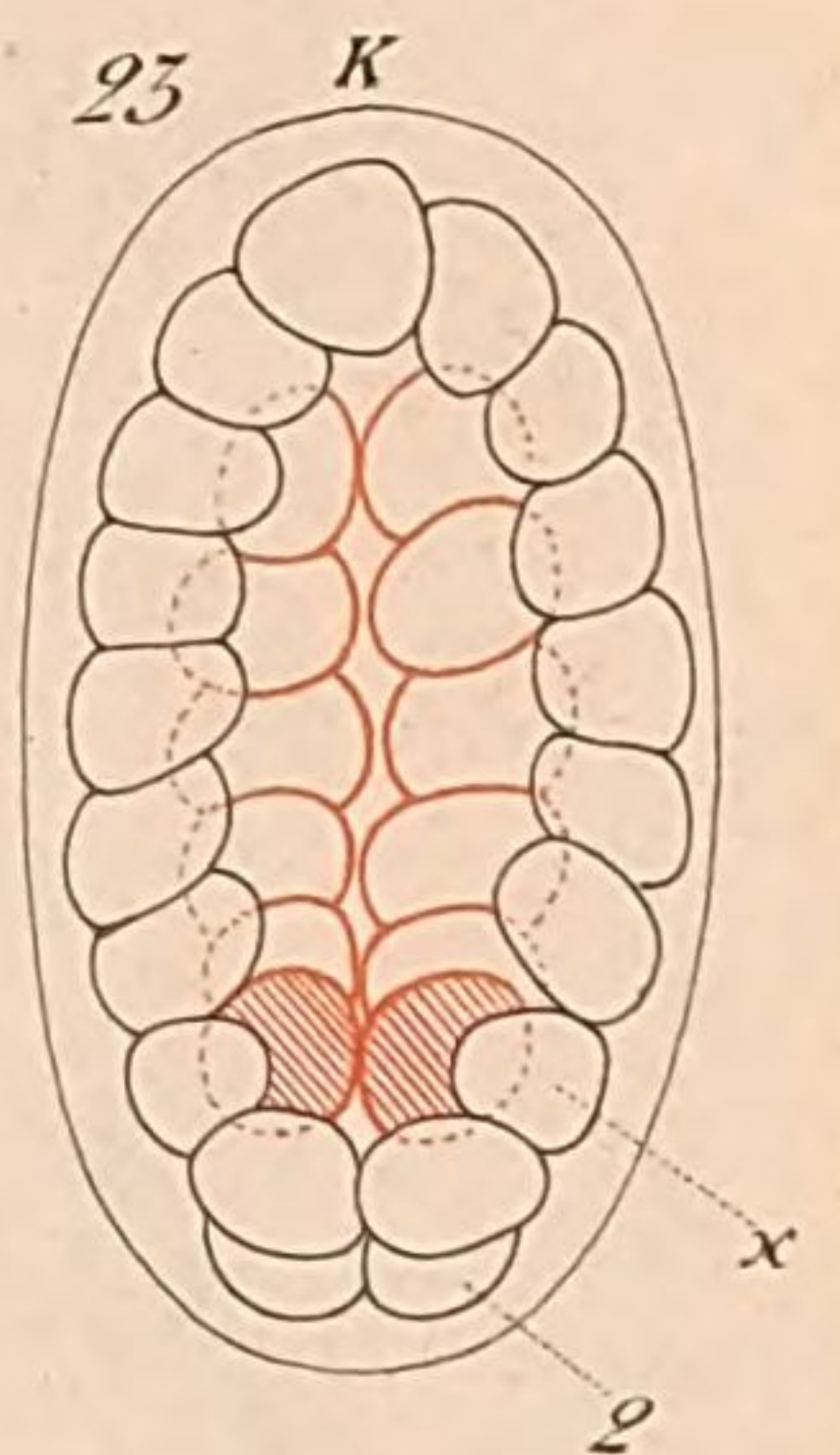
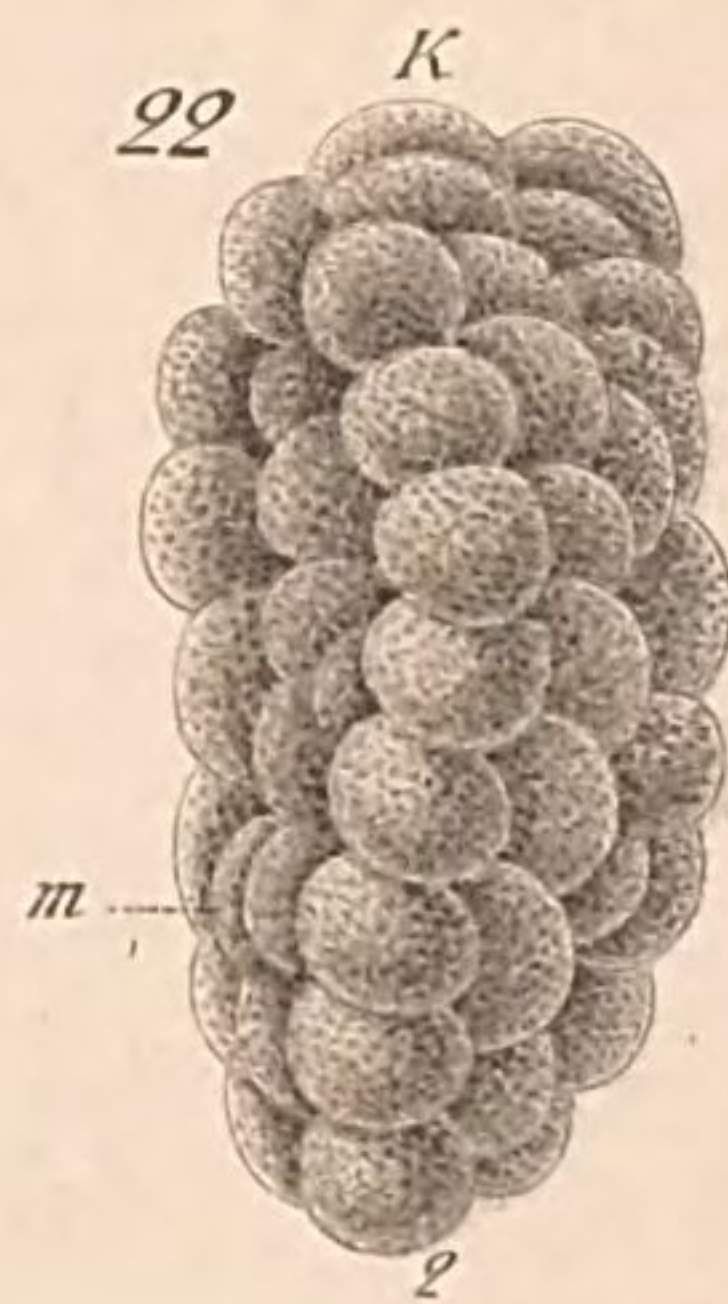
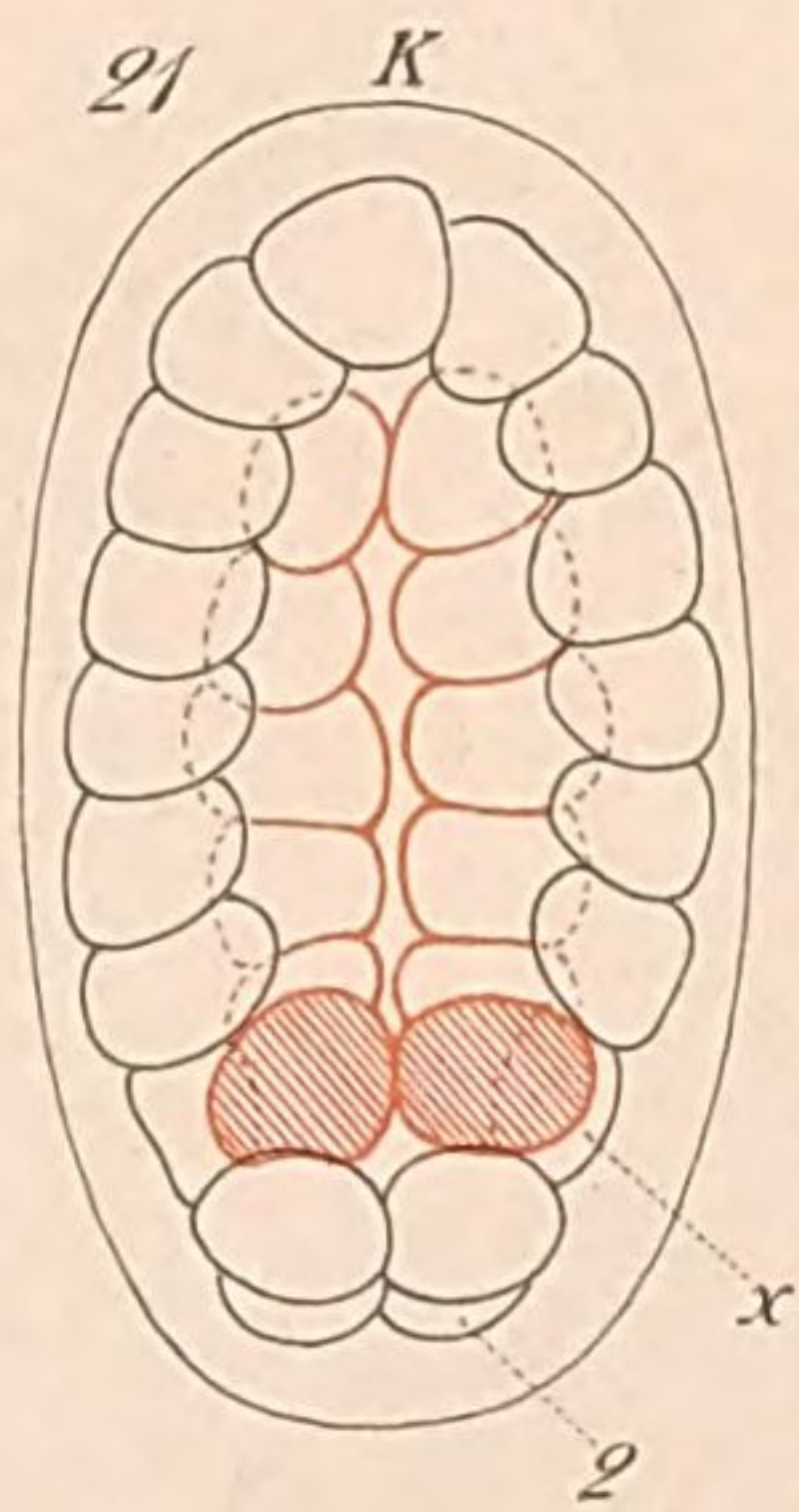
19

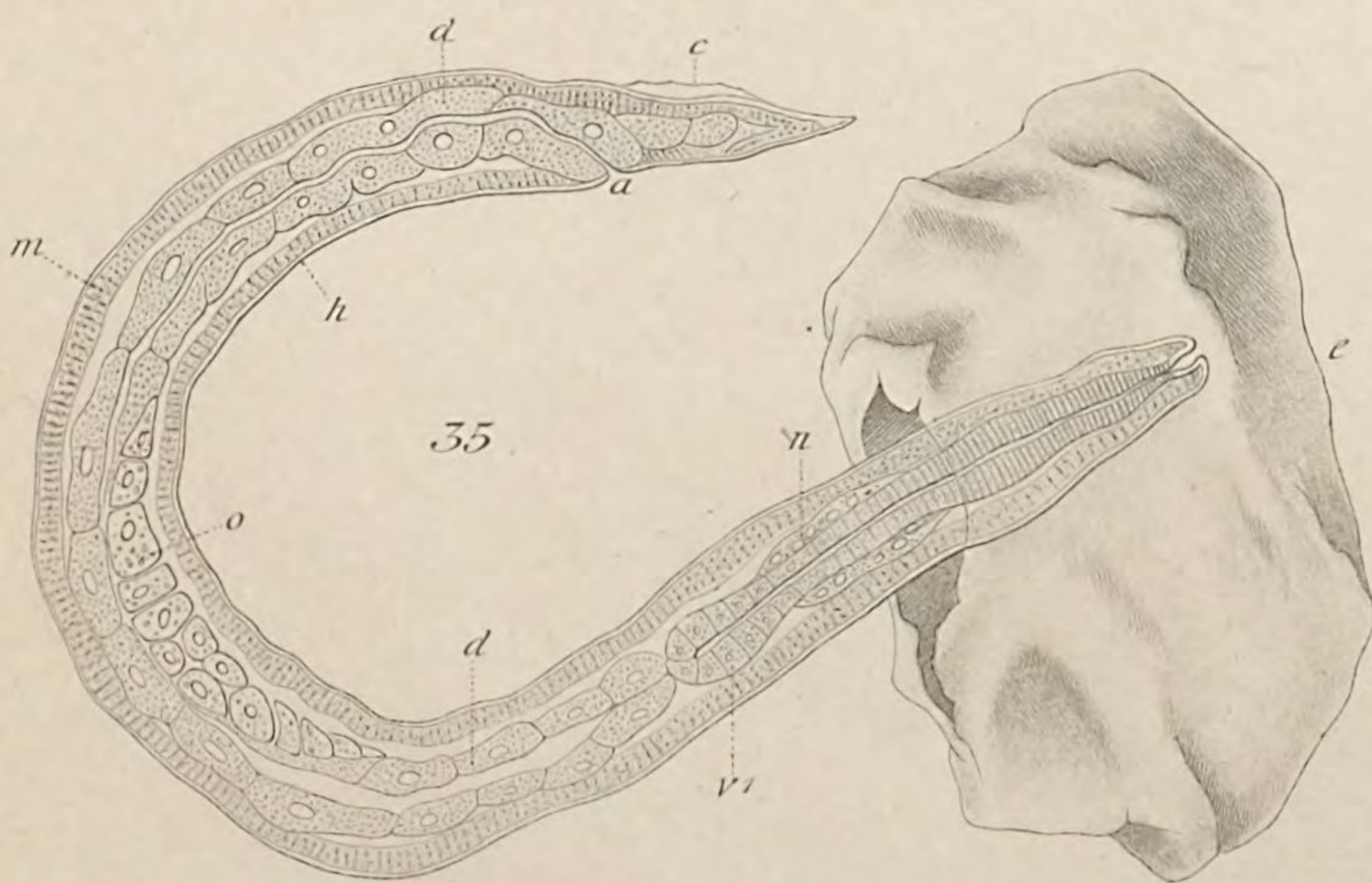
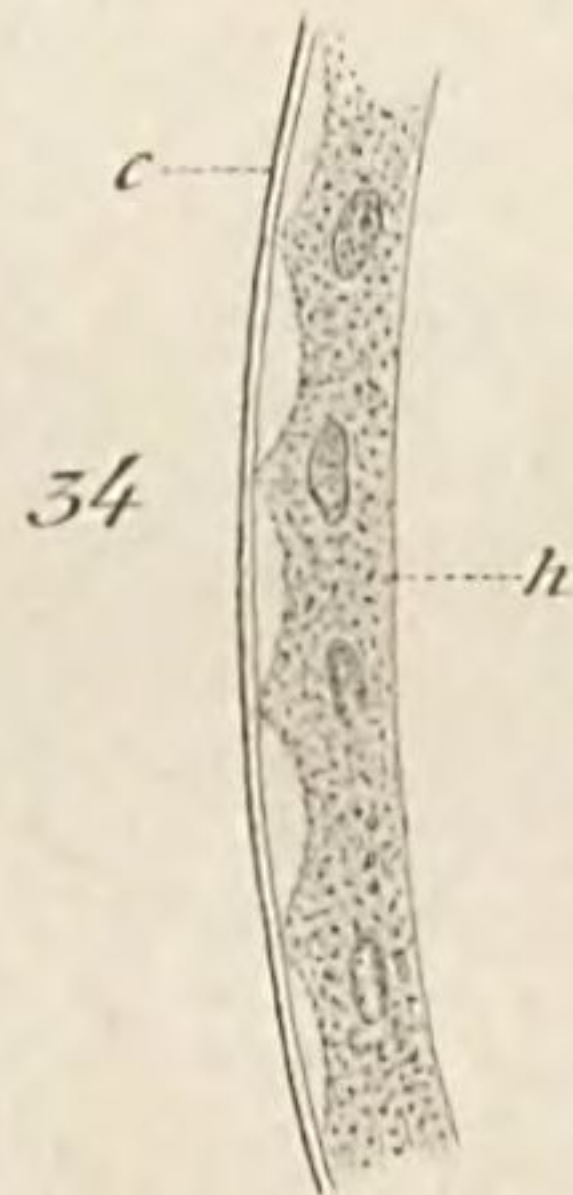
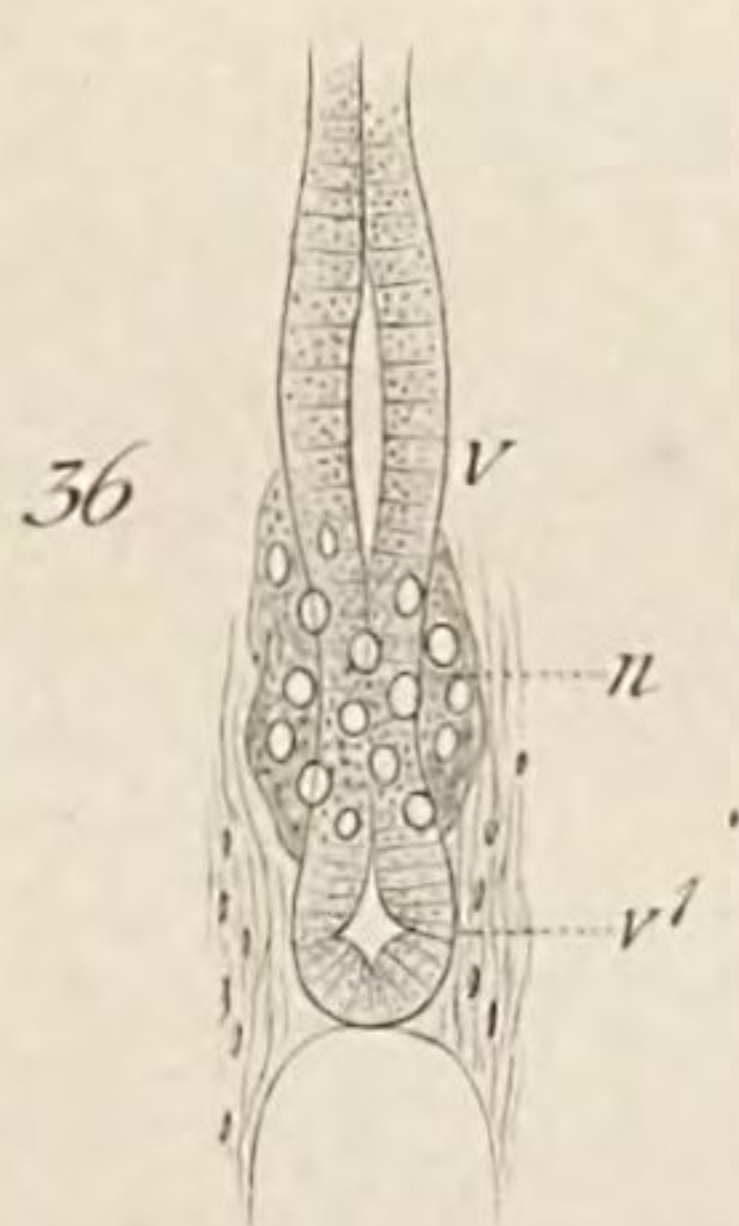
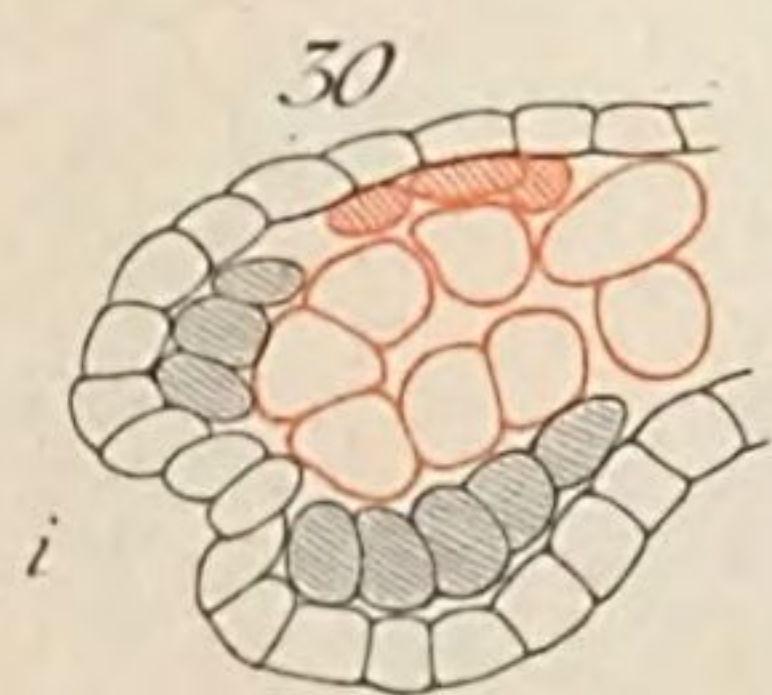
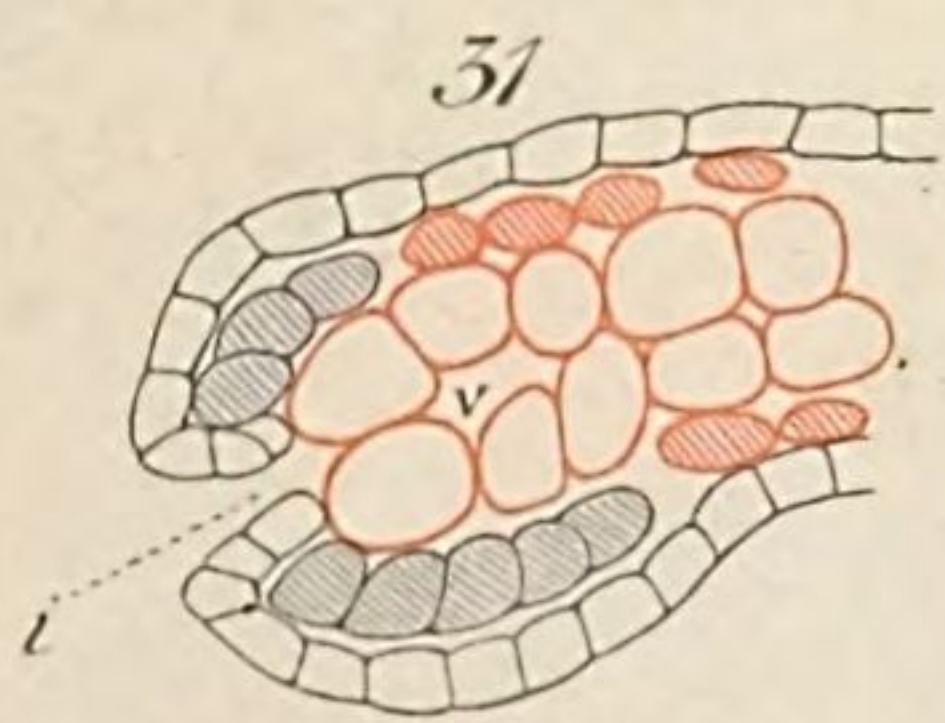
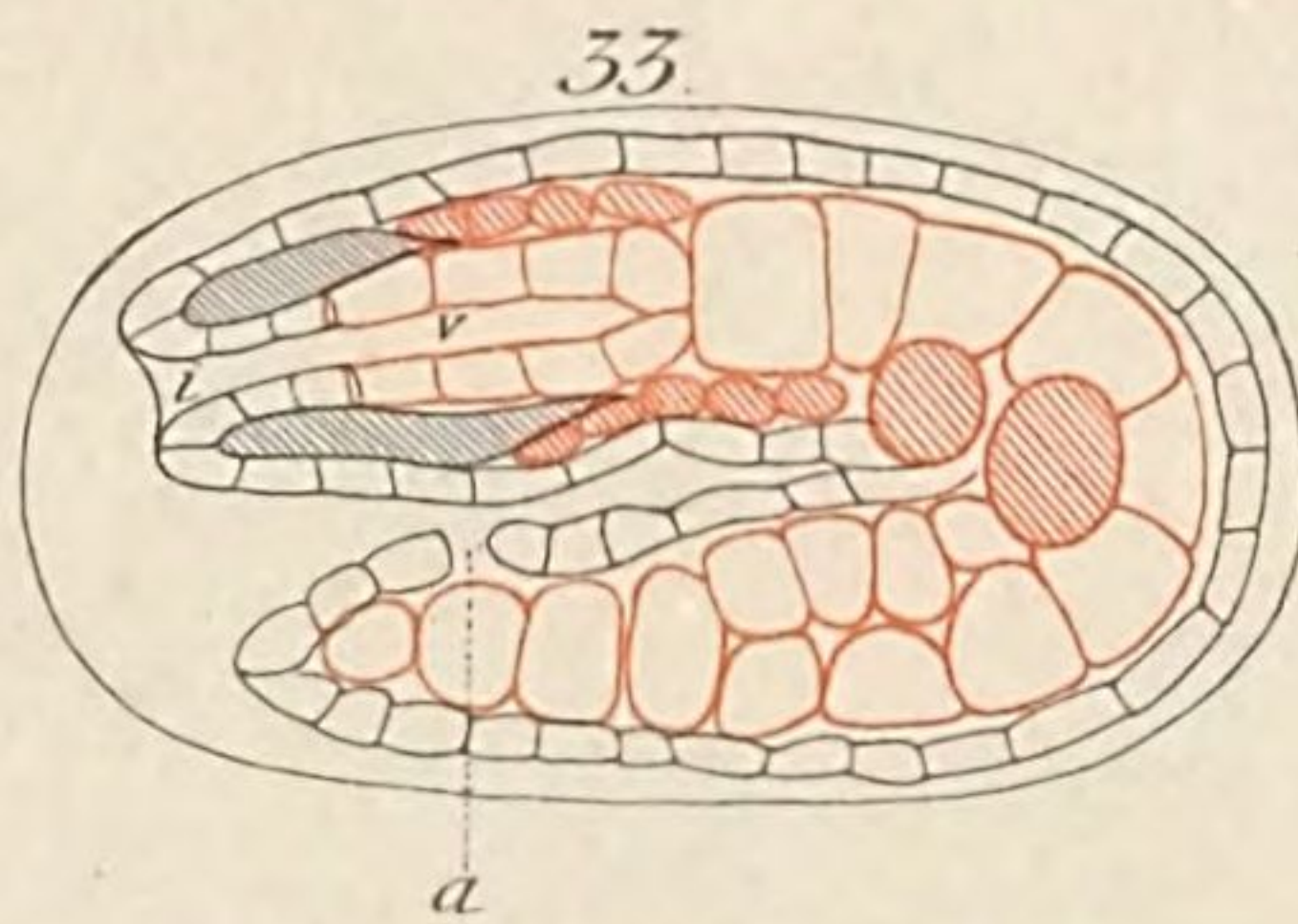
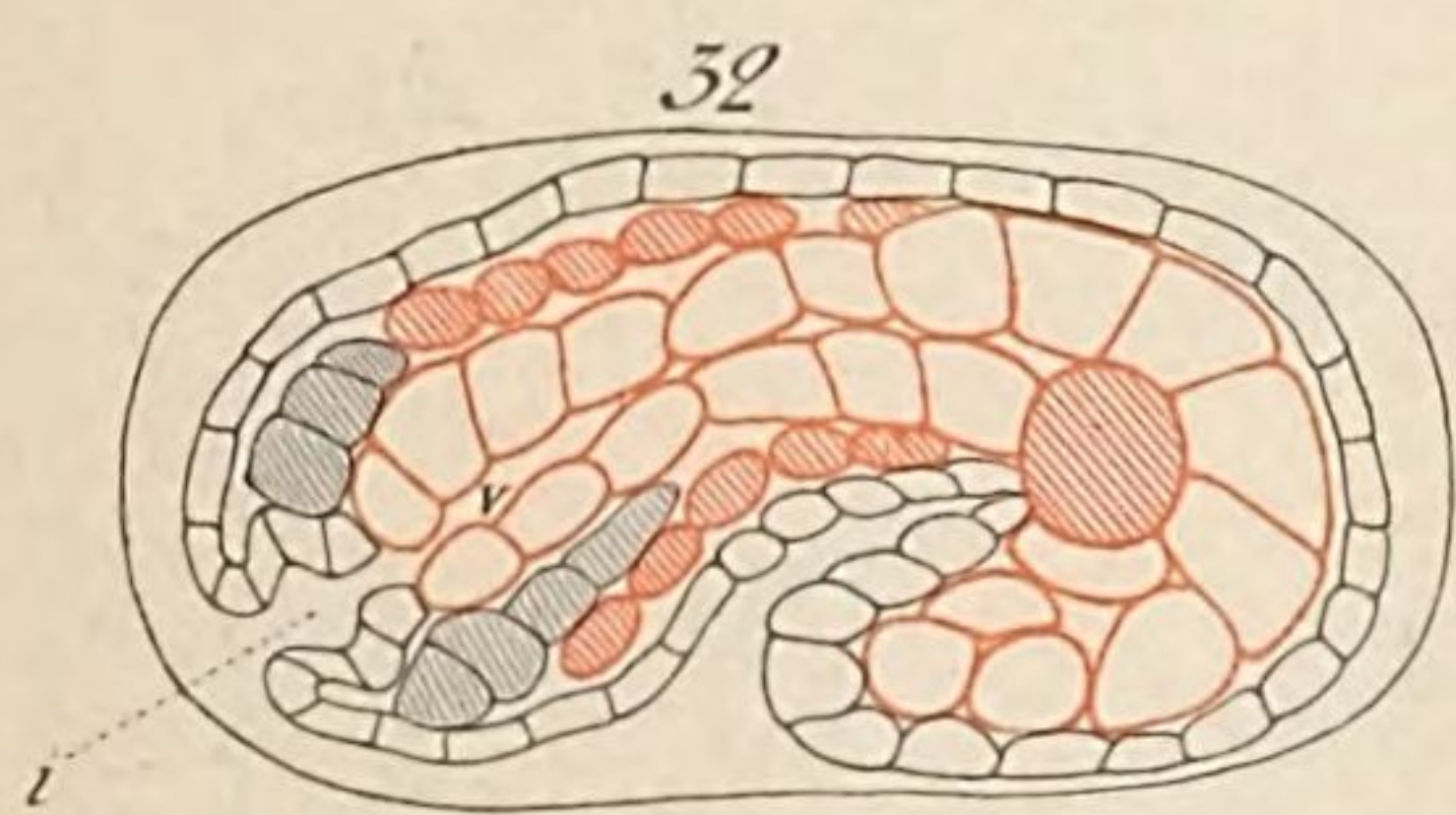


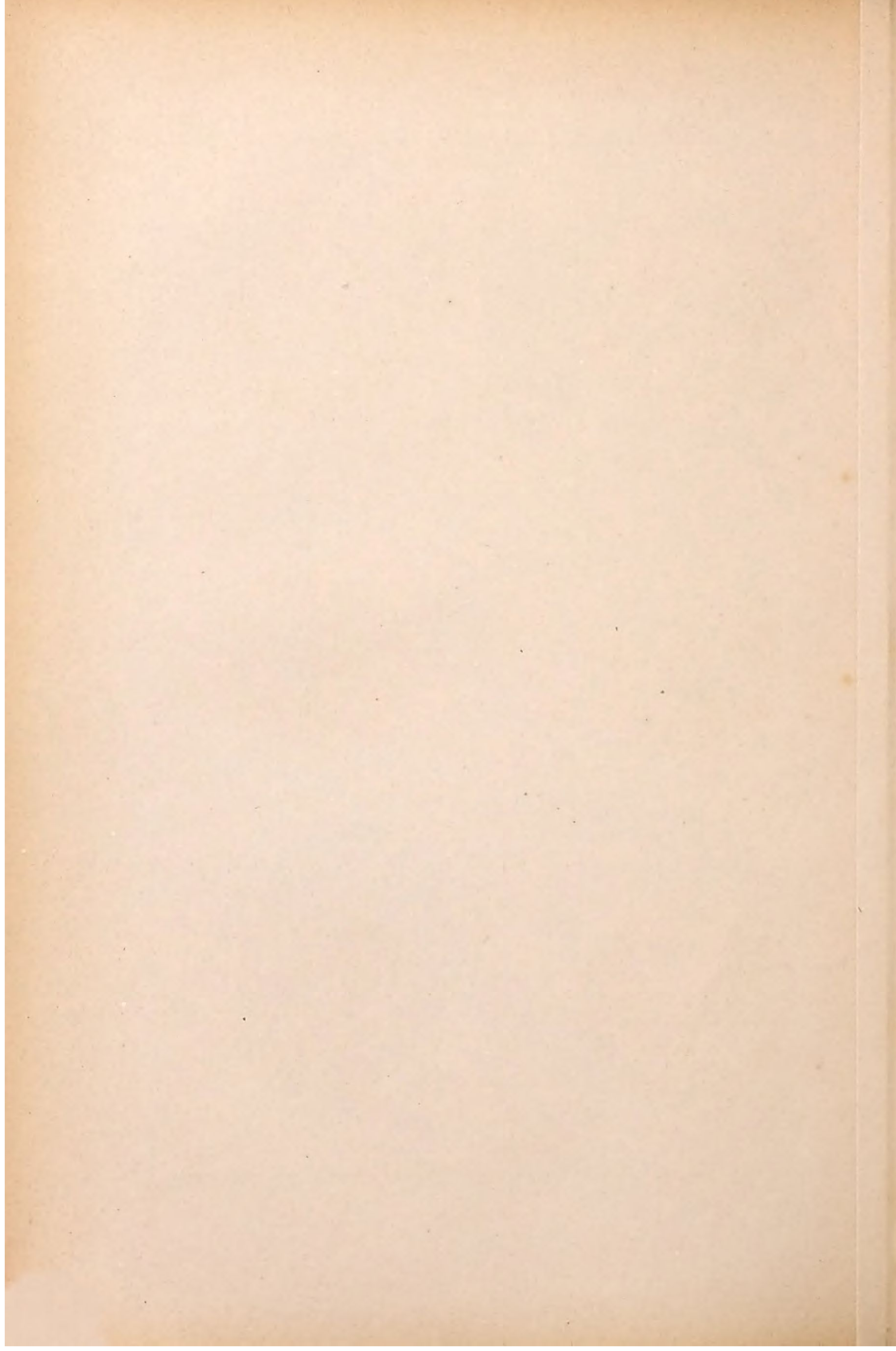


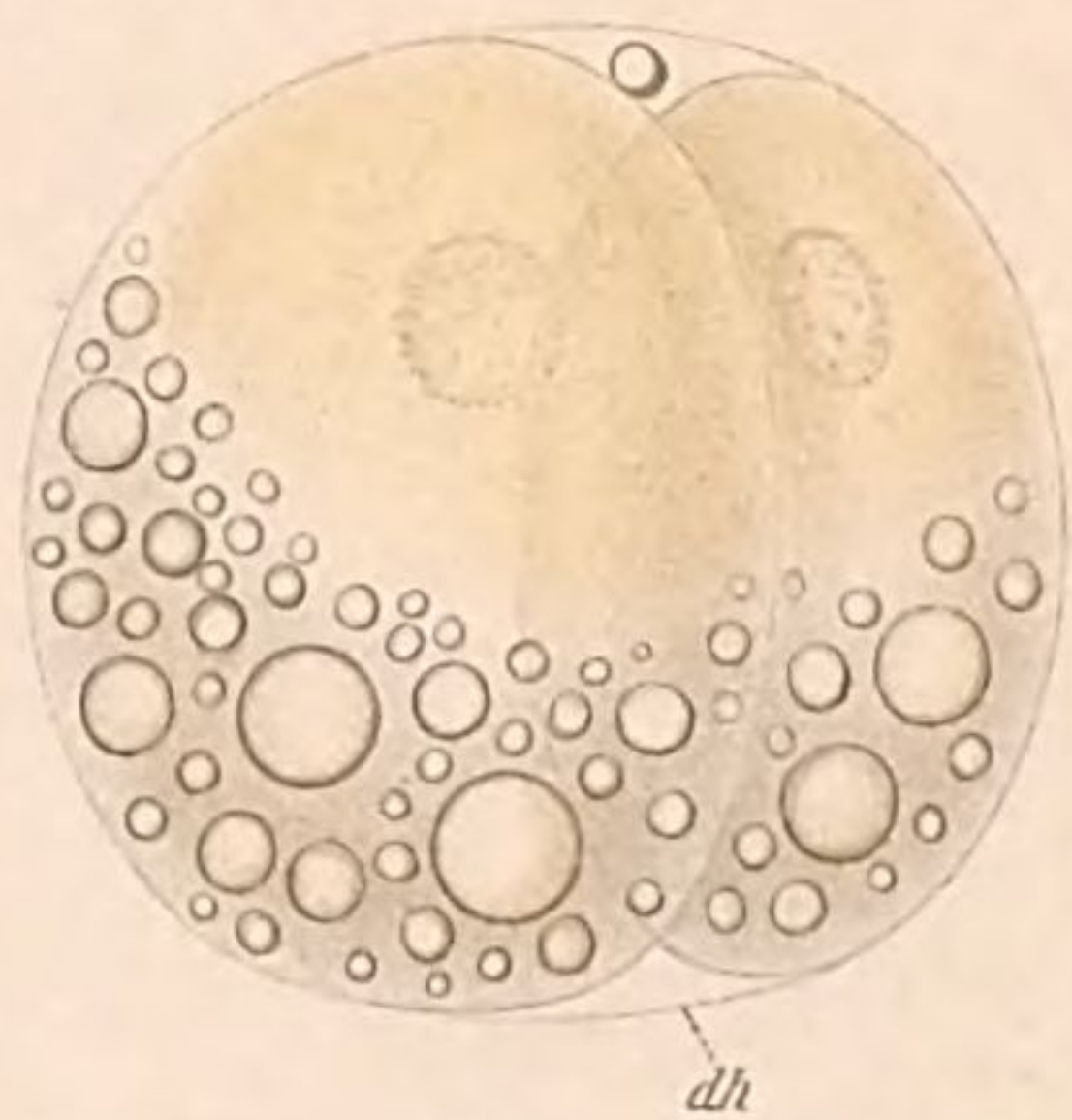




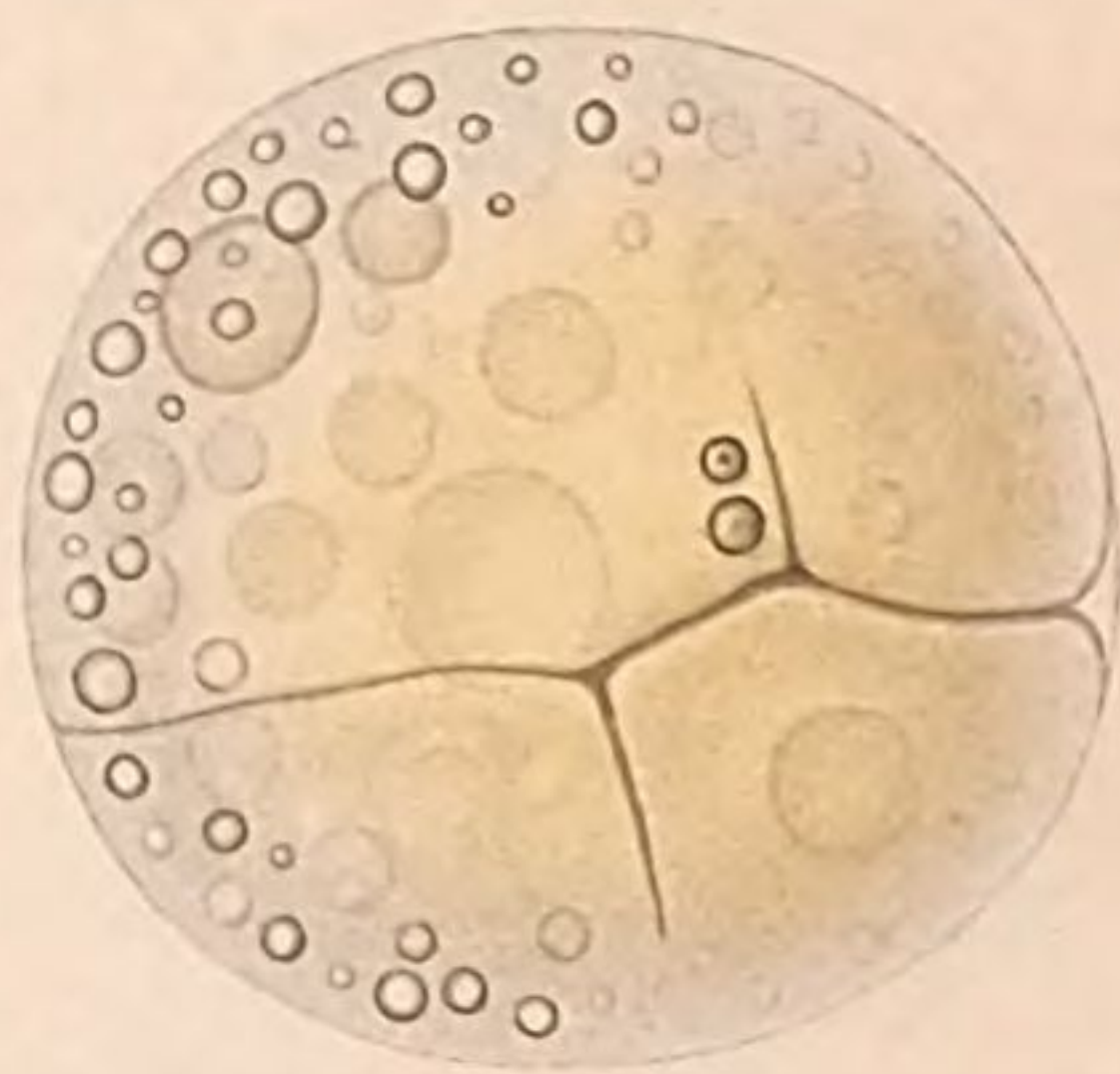




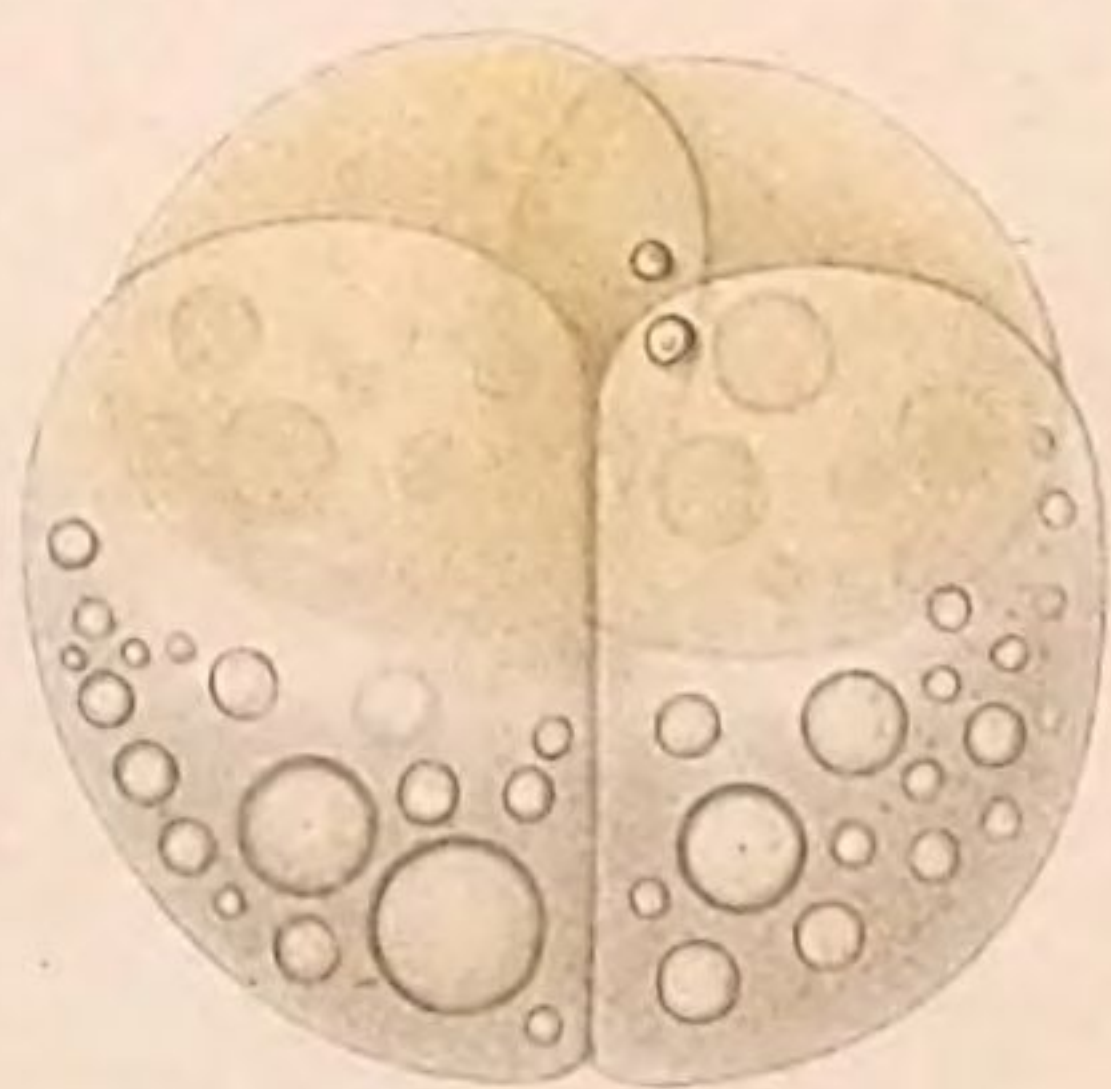




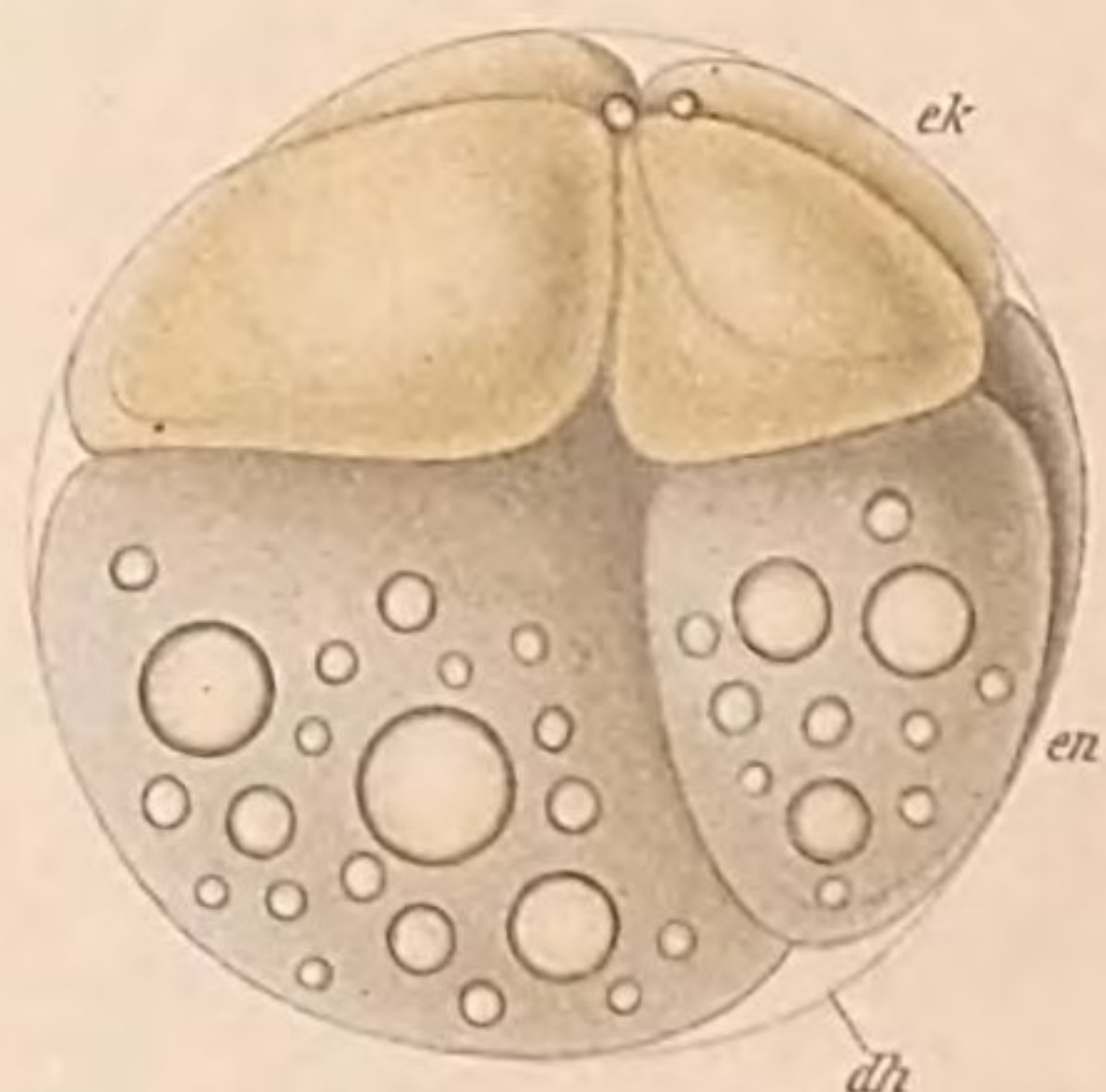
1



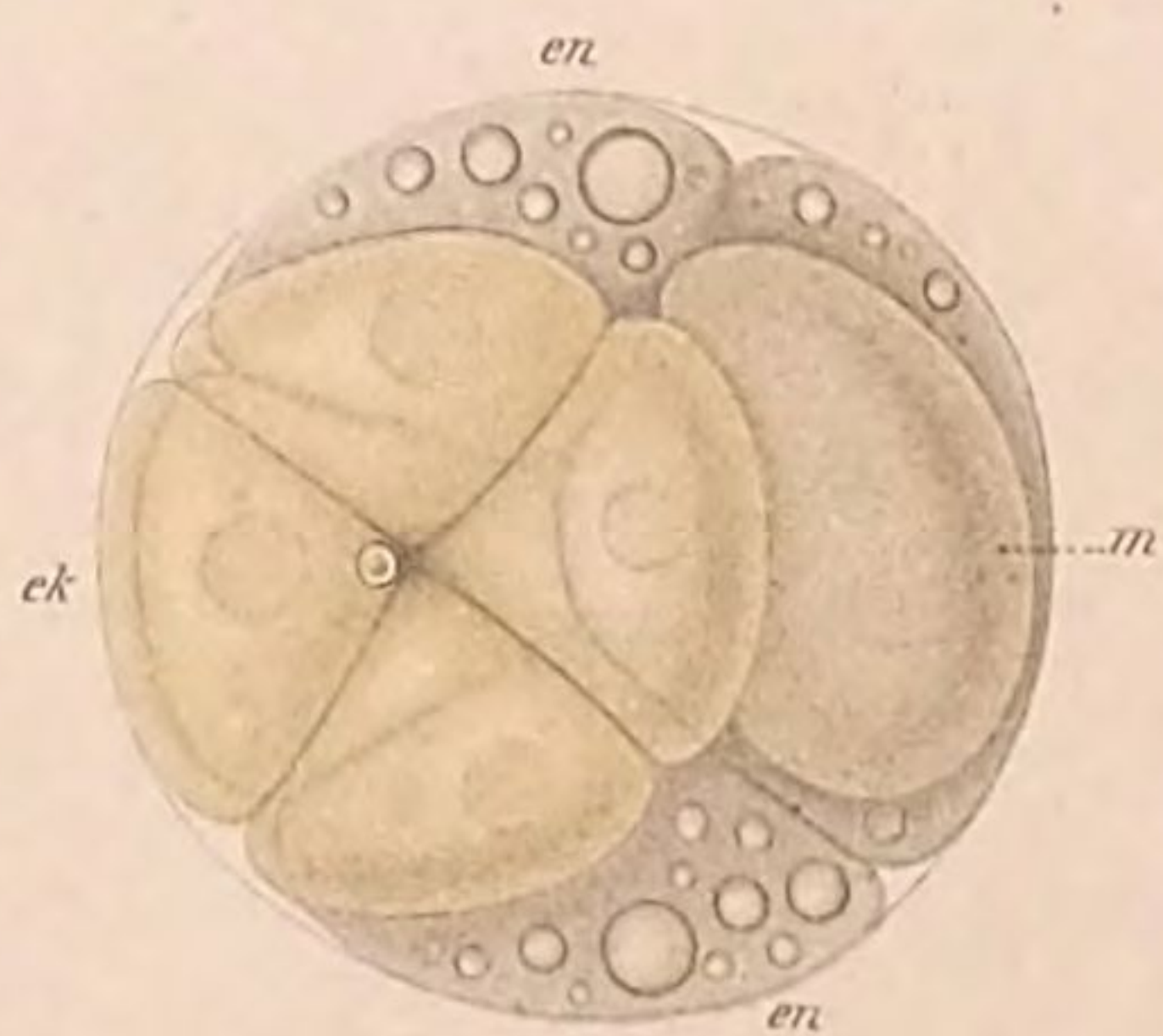
2



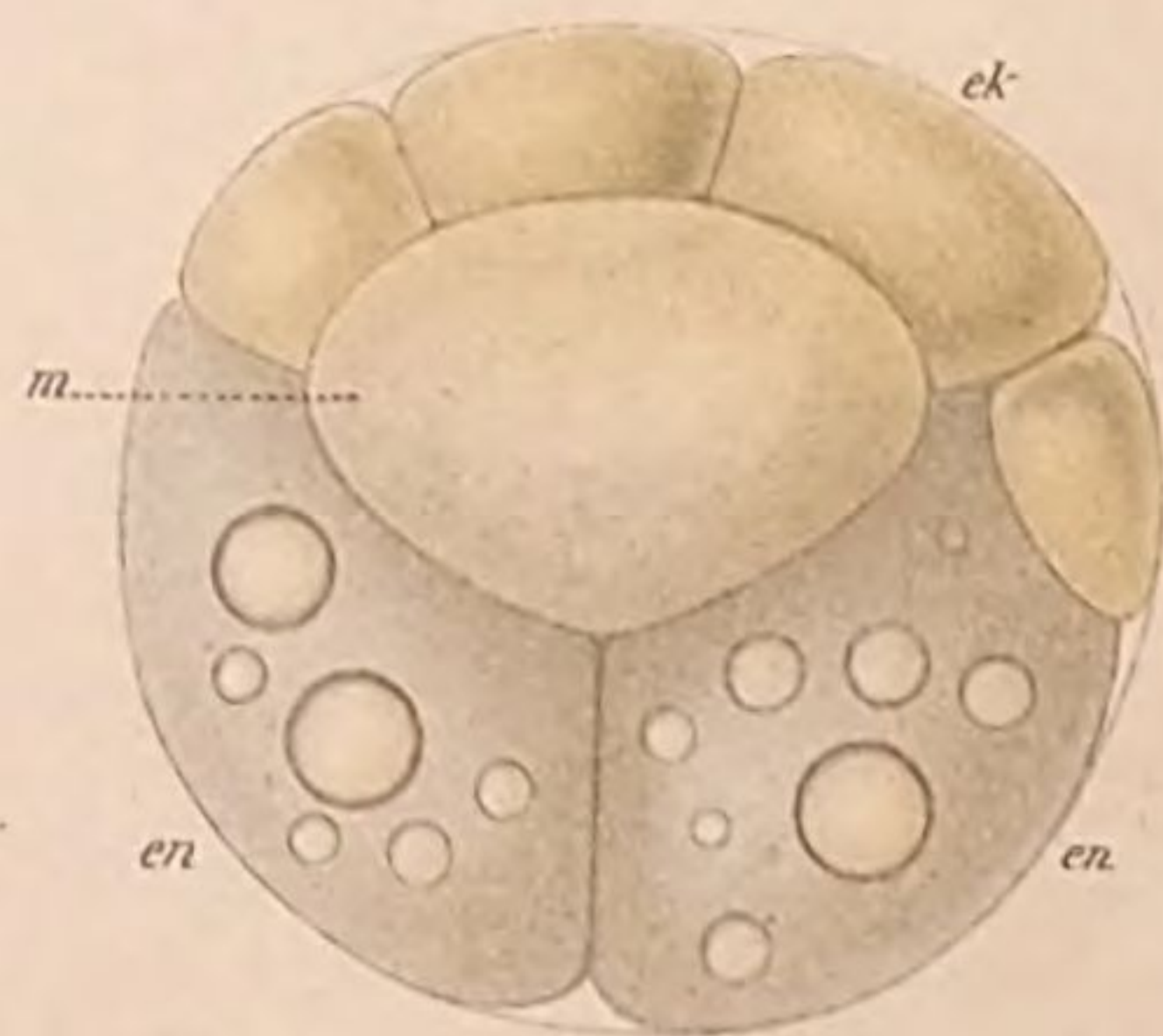
3



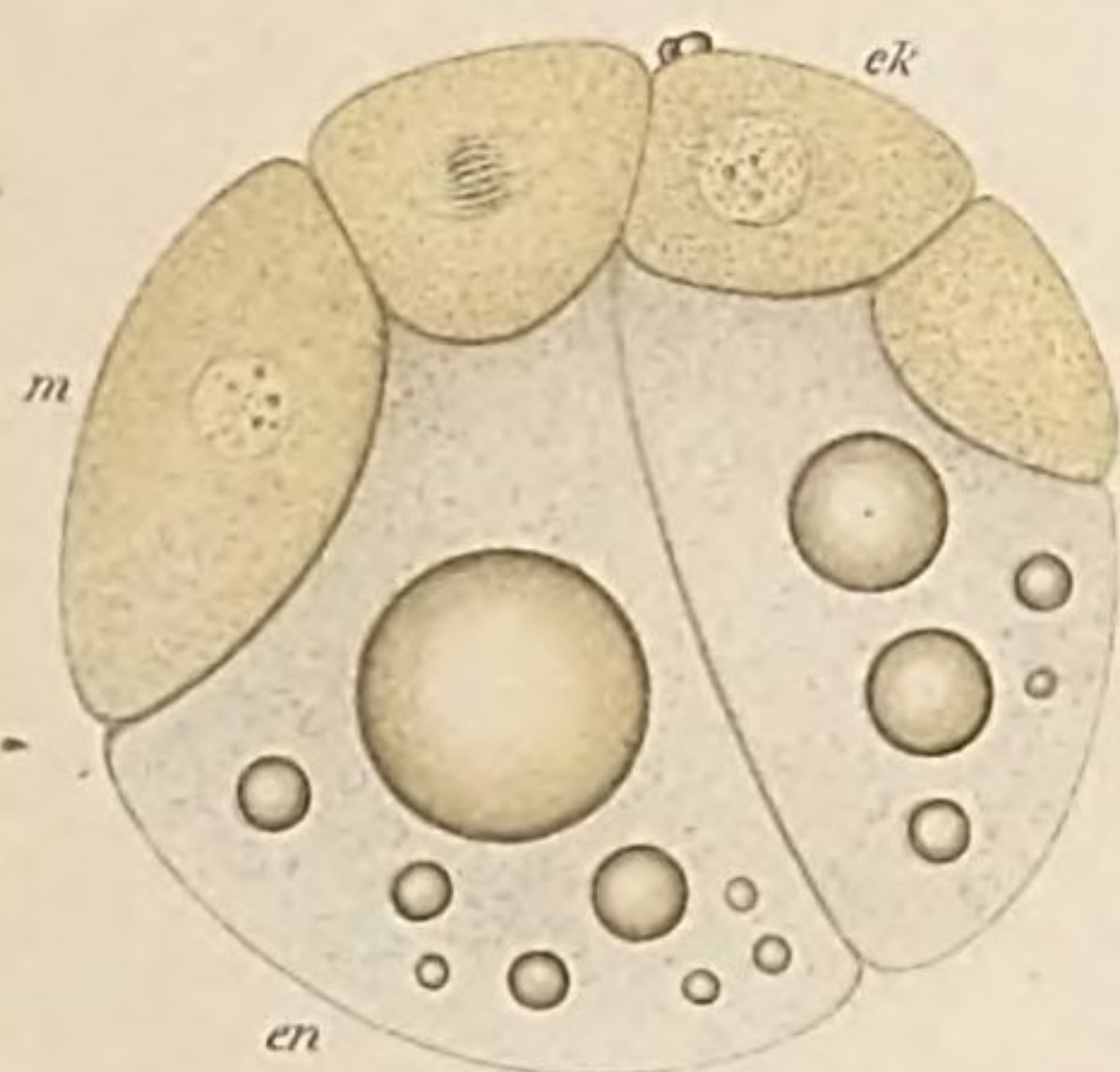
4



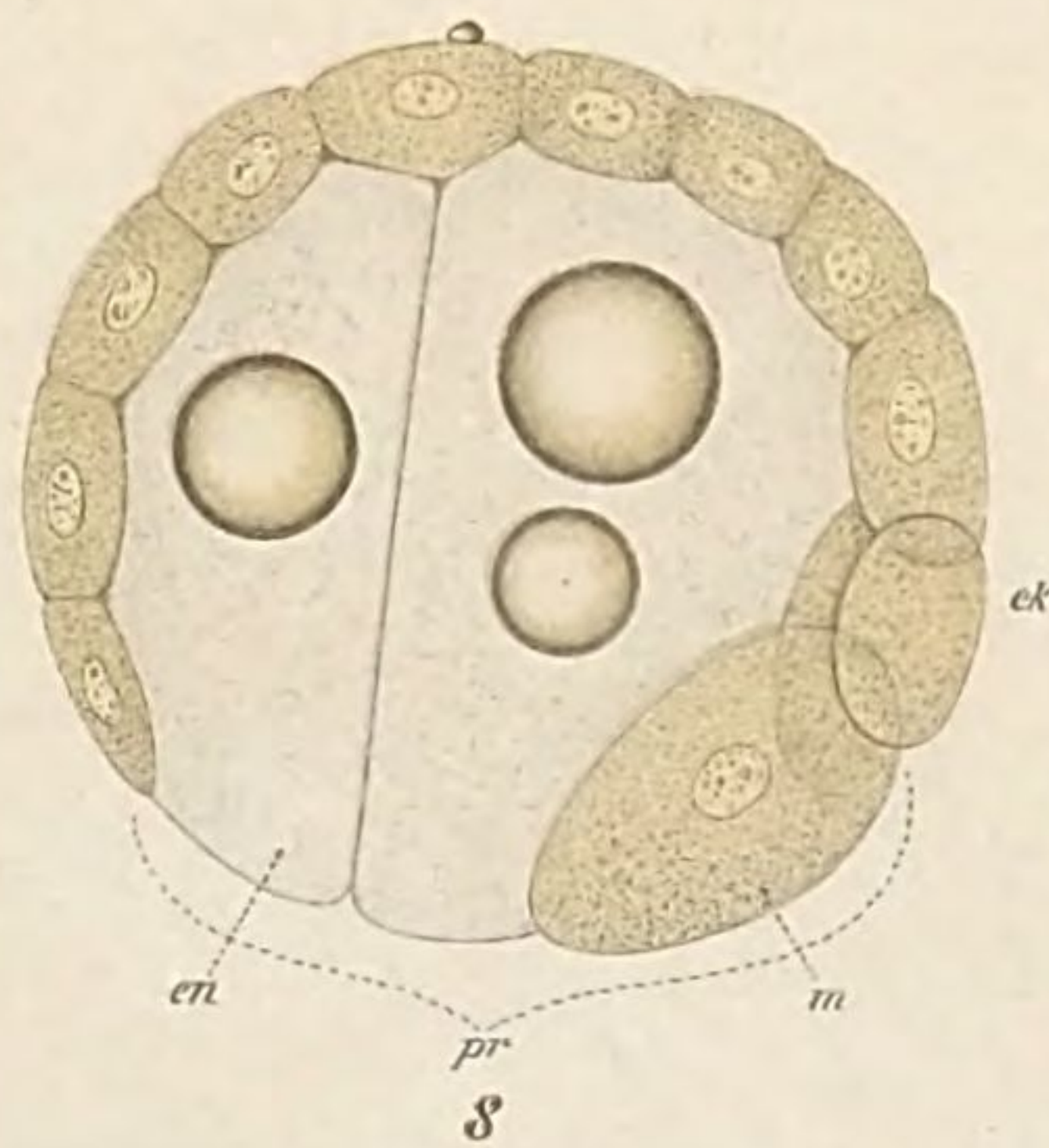
5



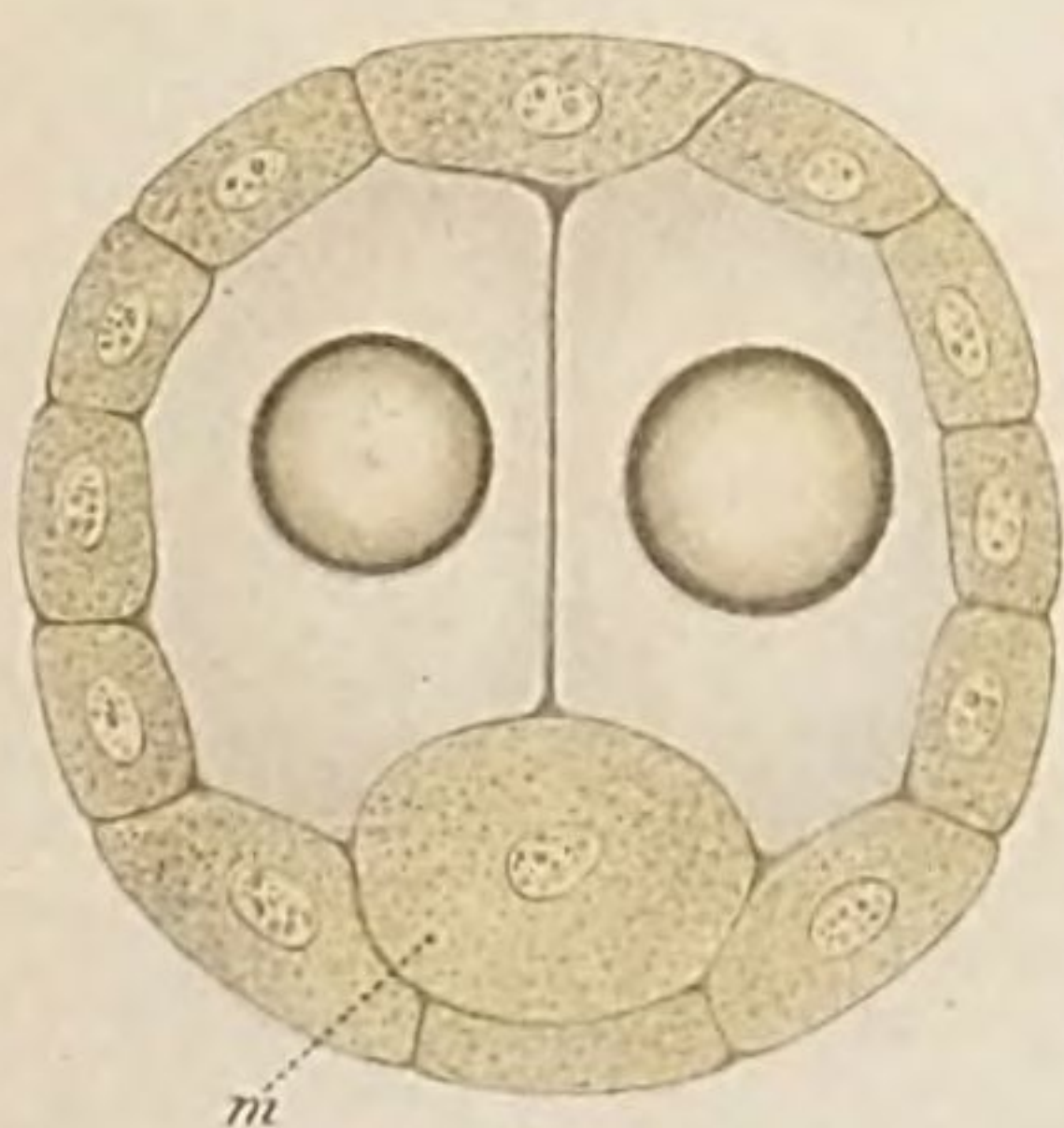
6



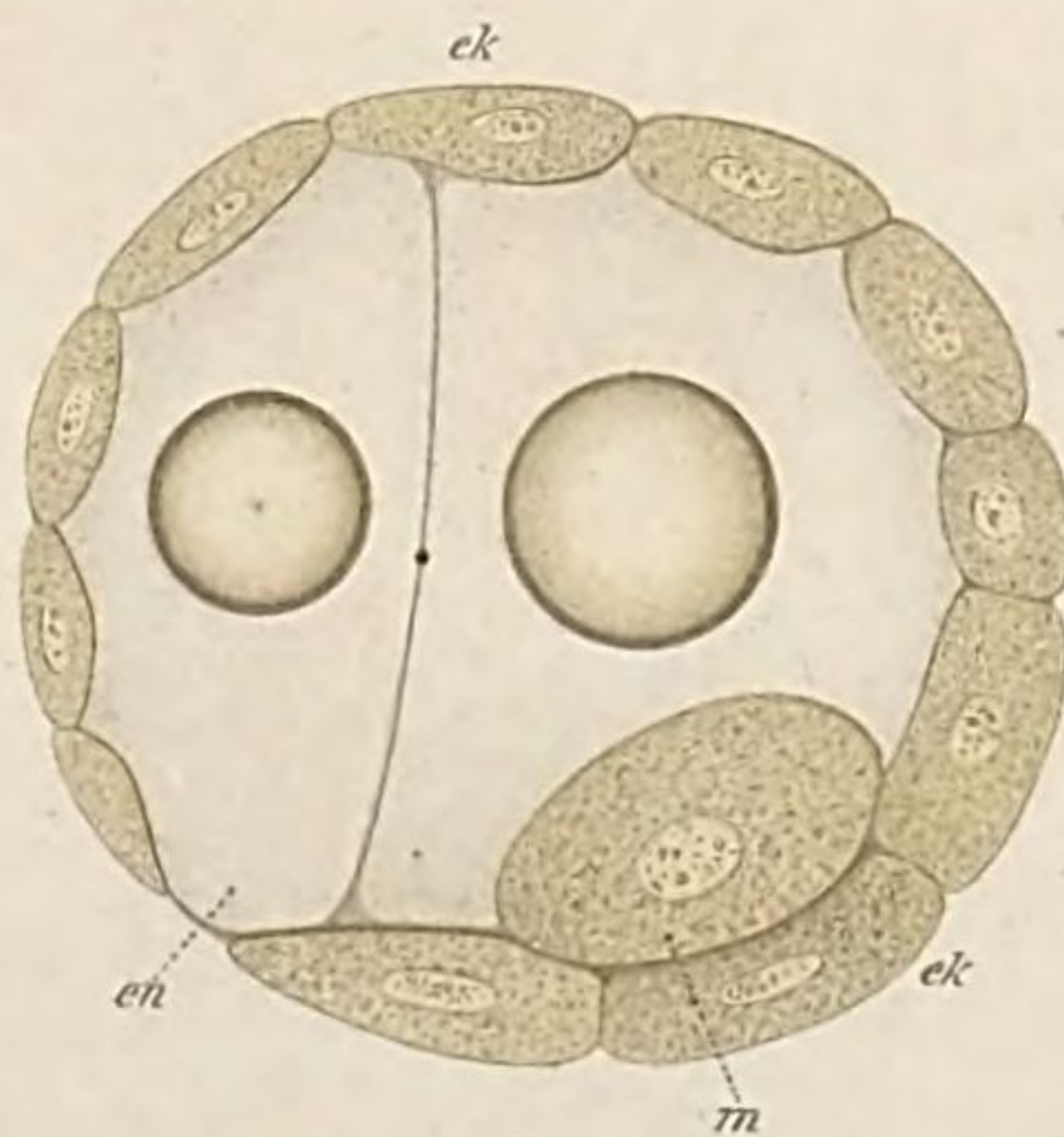
7



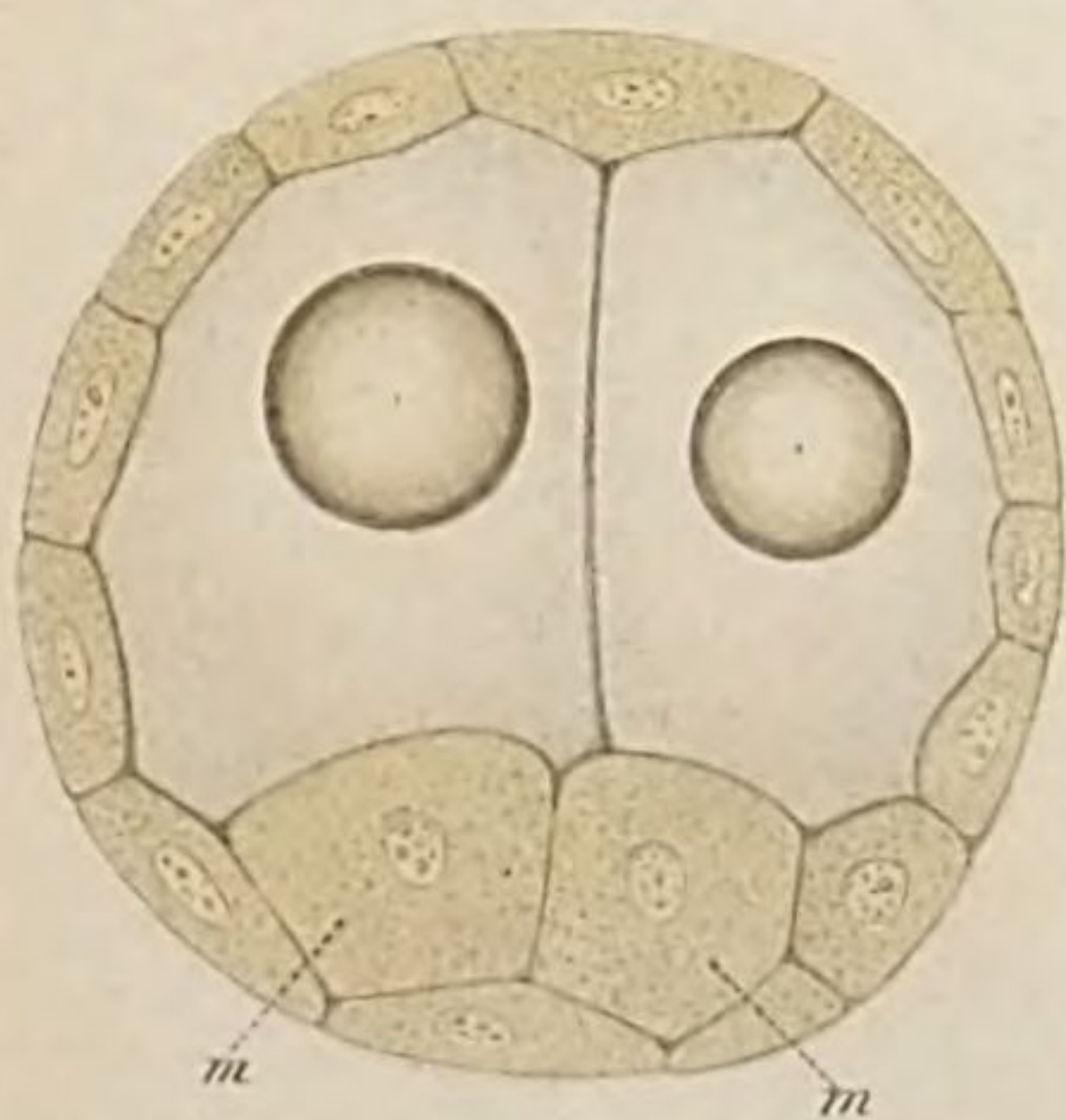
8



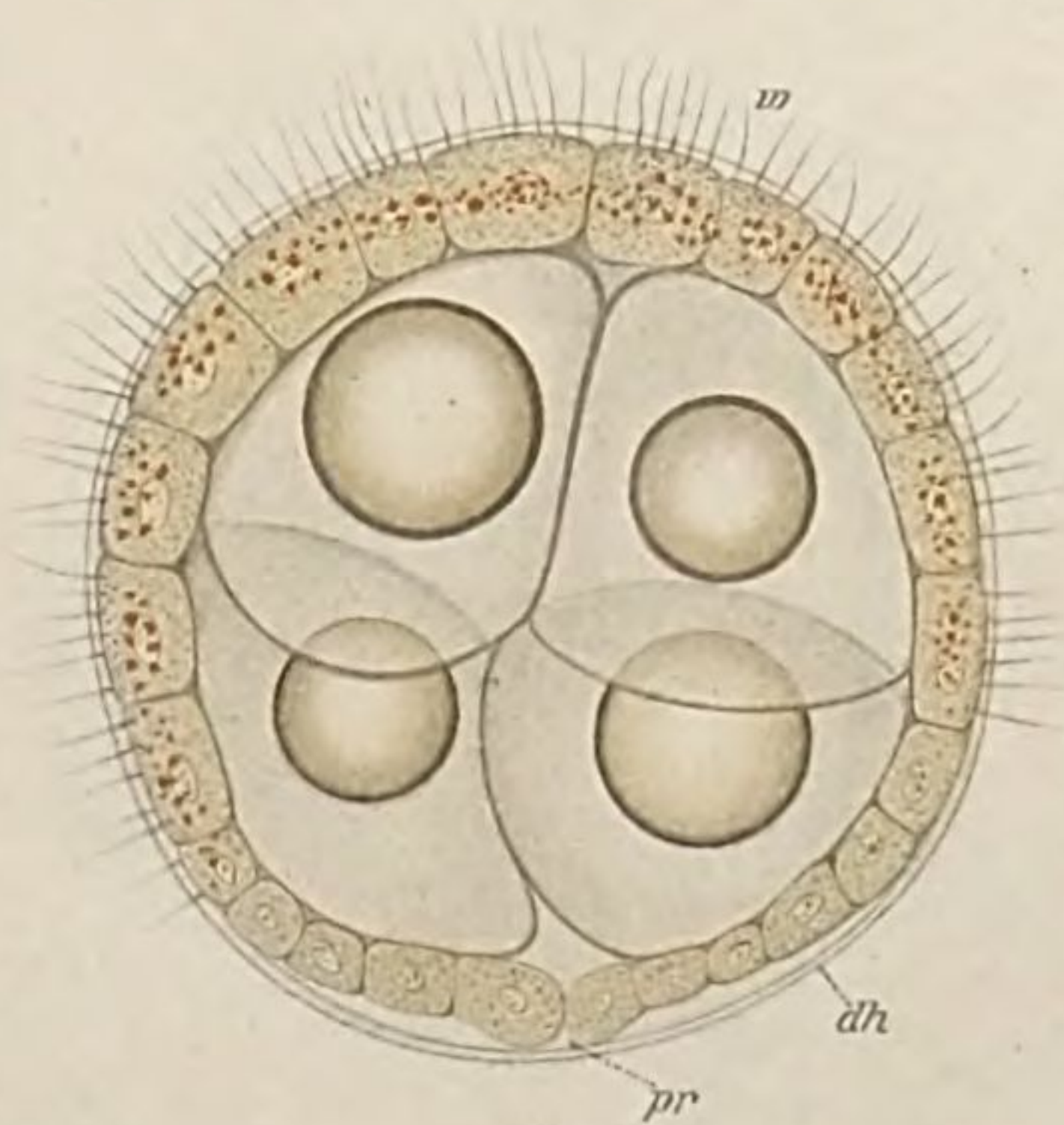
10



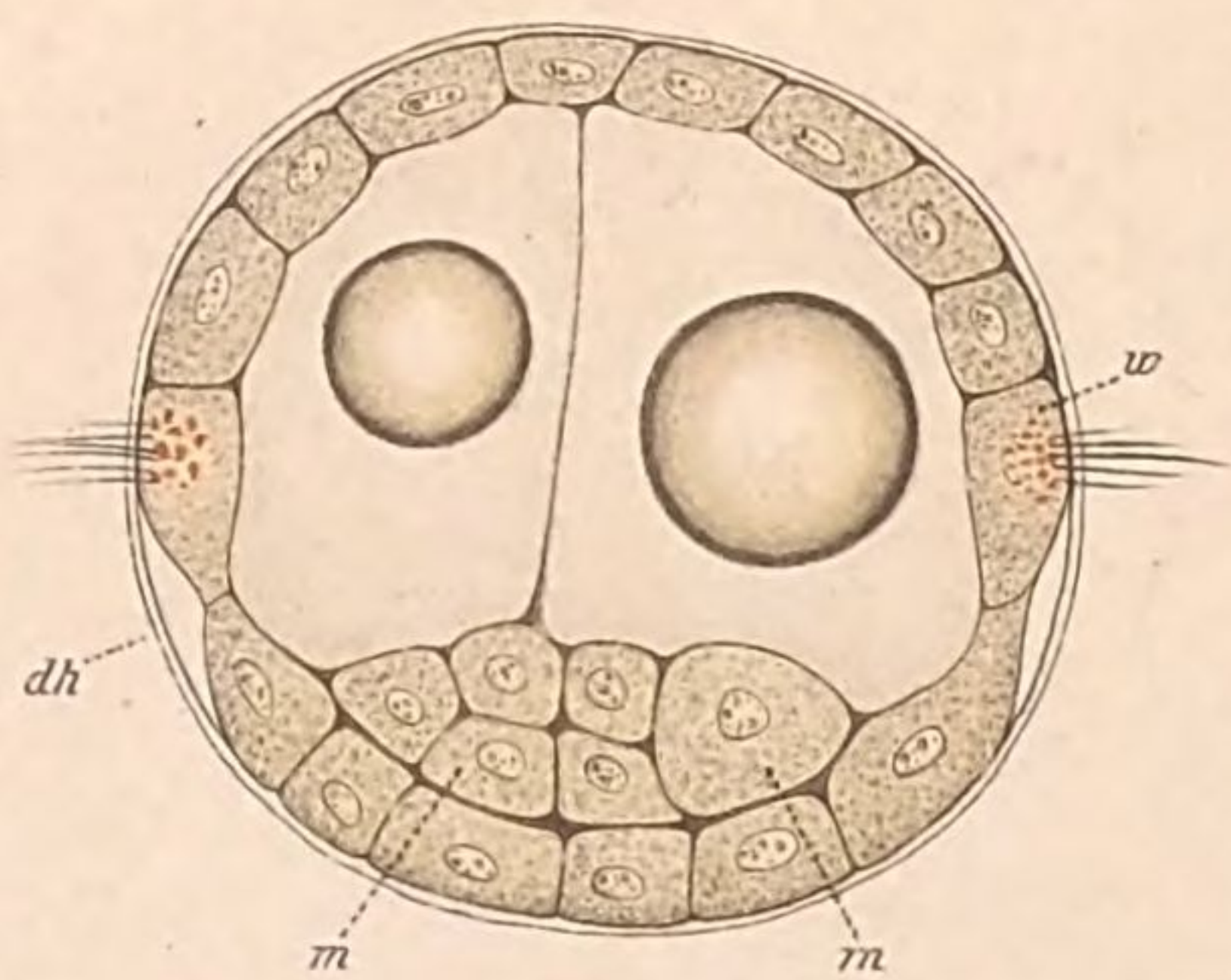
9



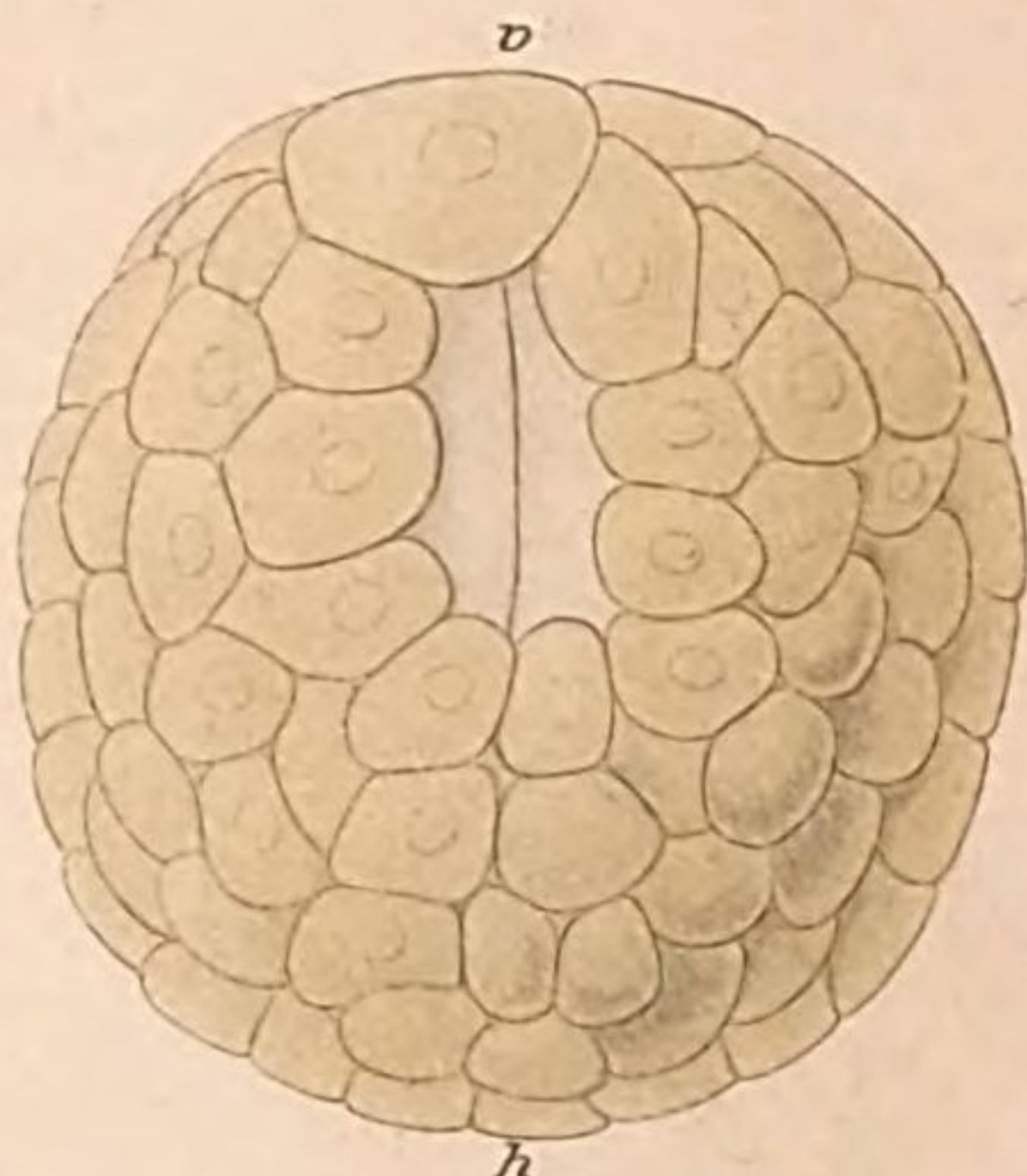
11



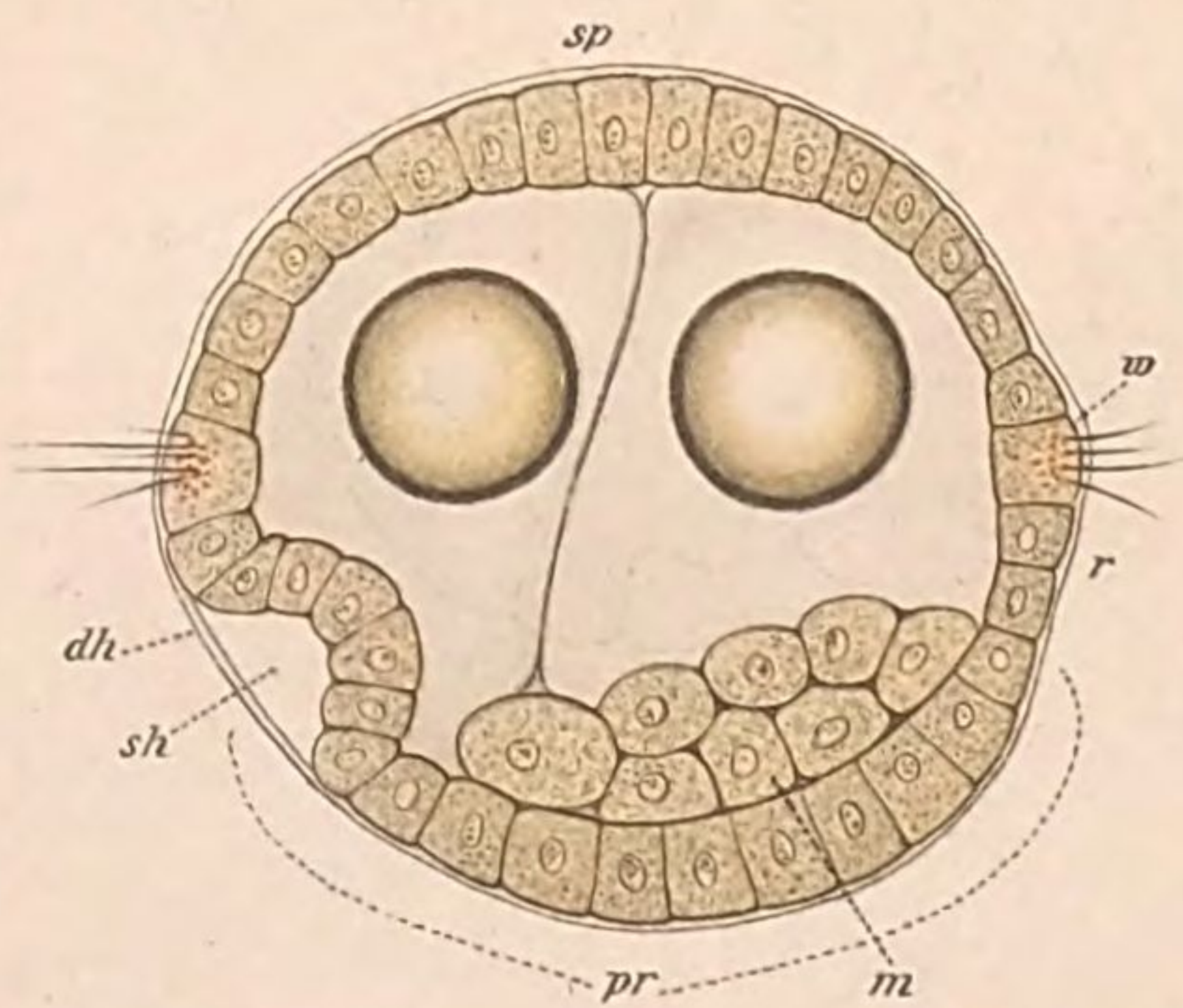
12



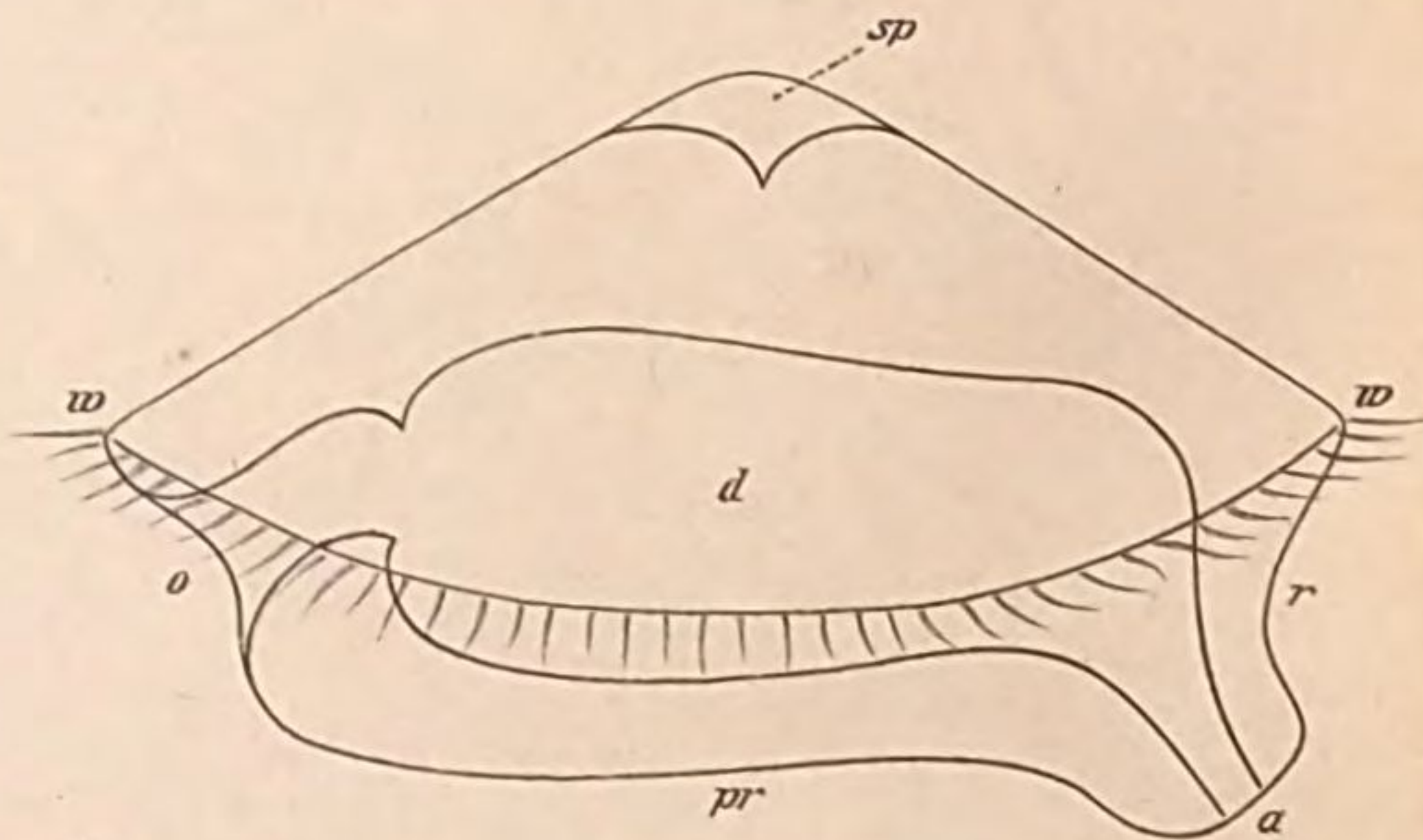
14



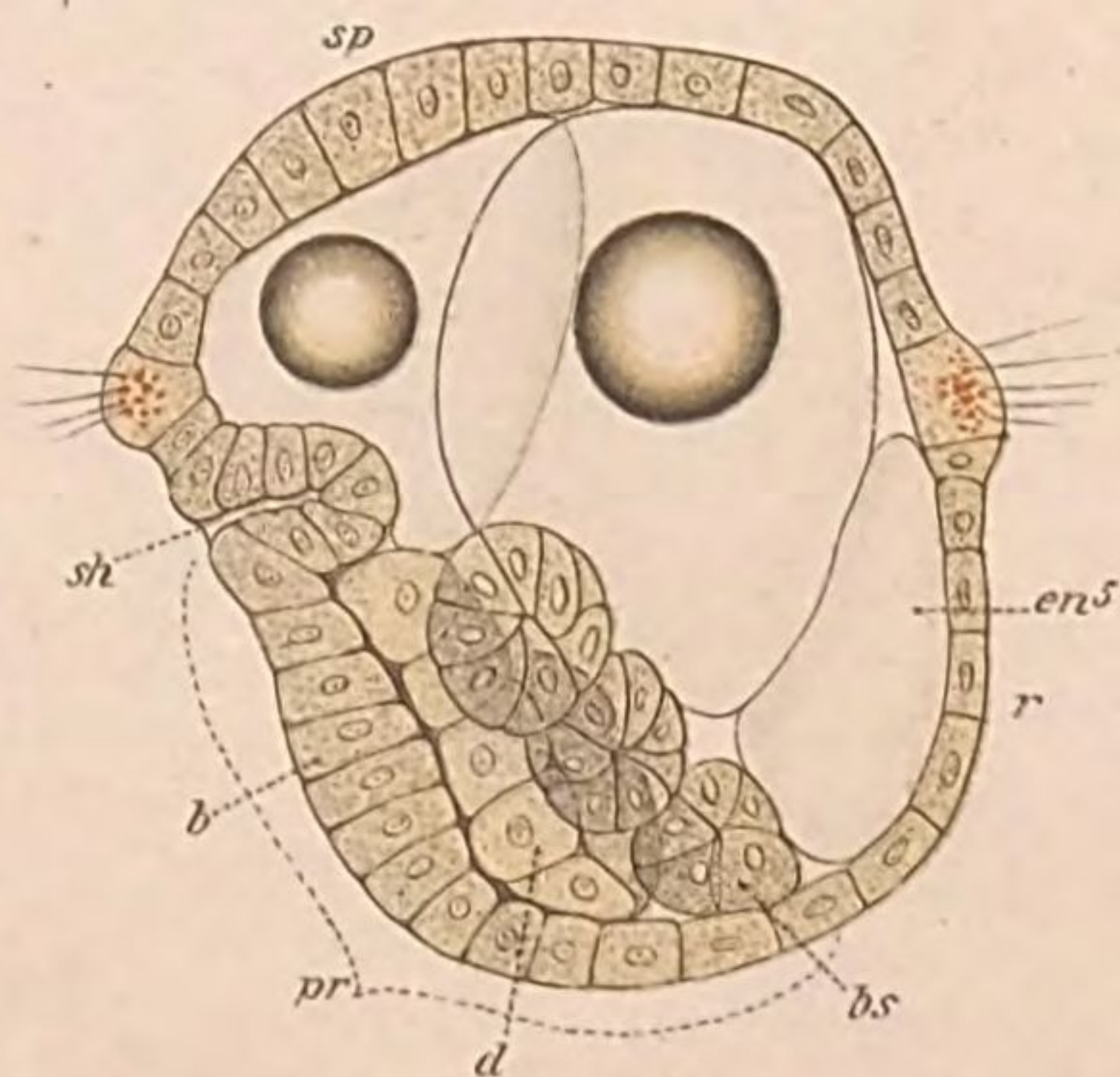
13



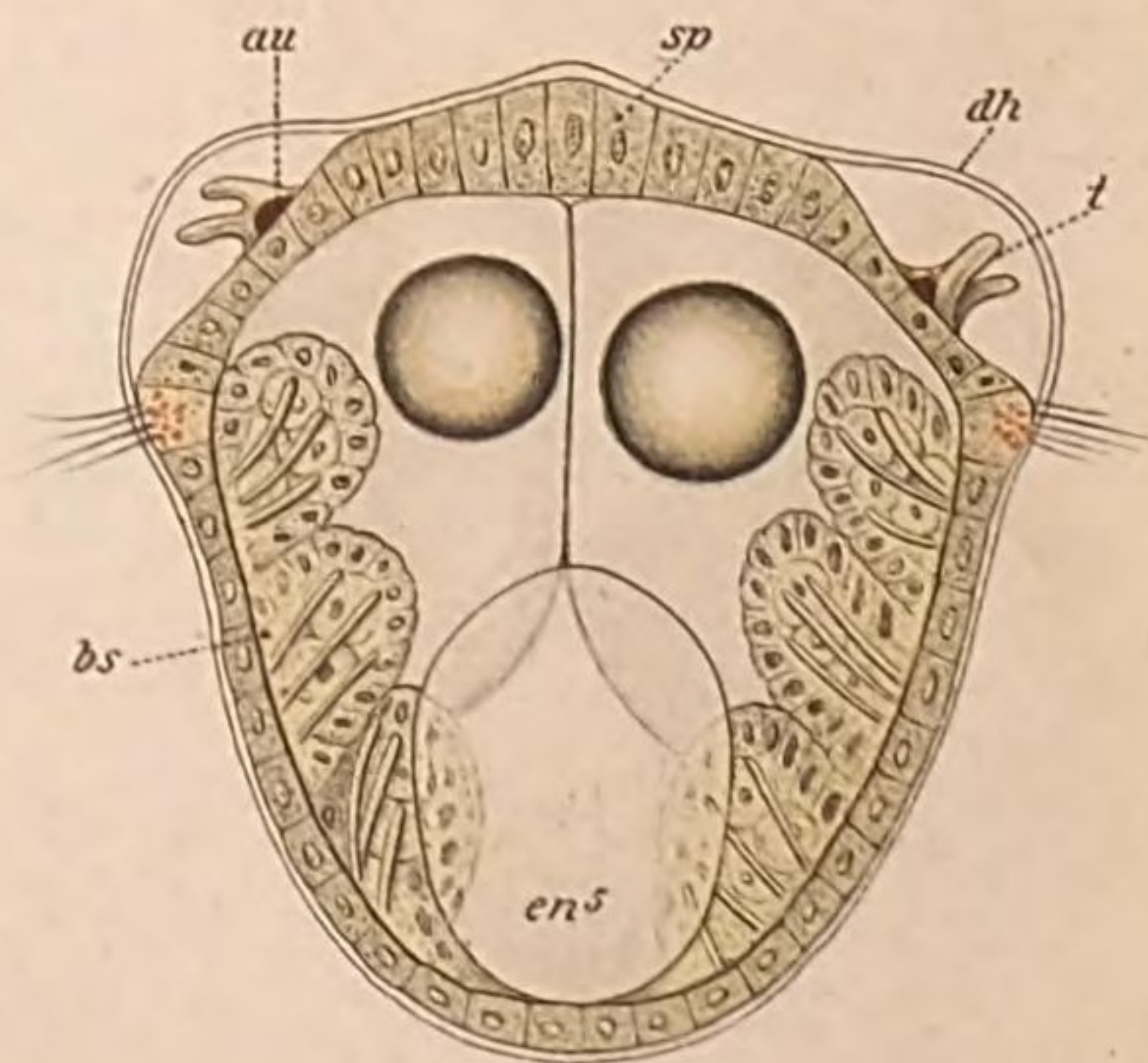
15



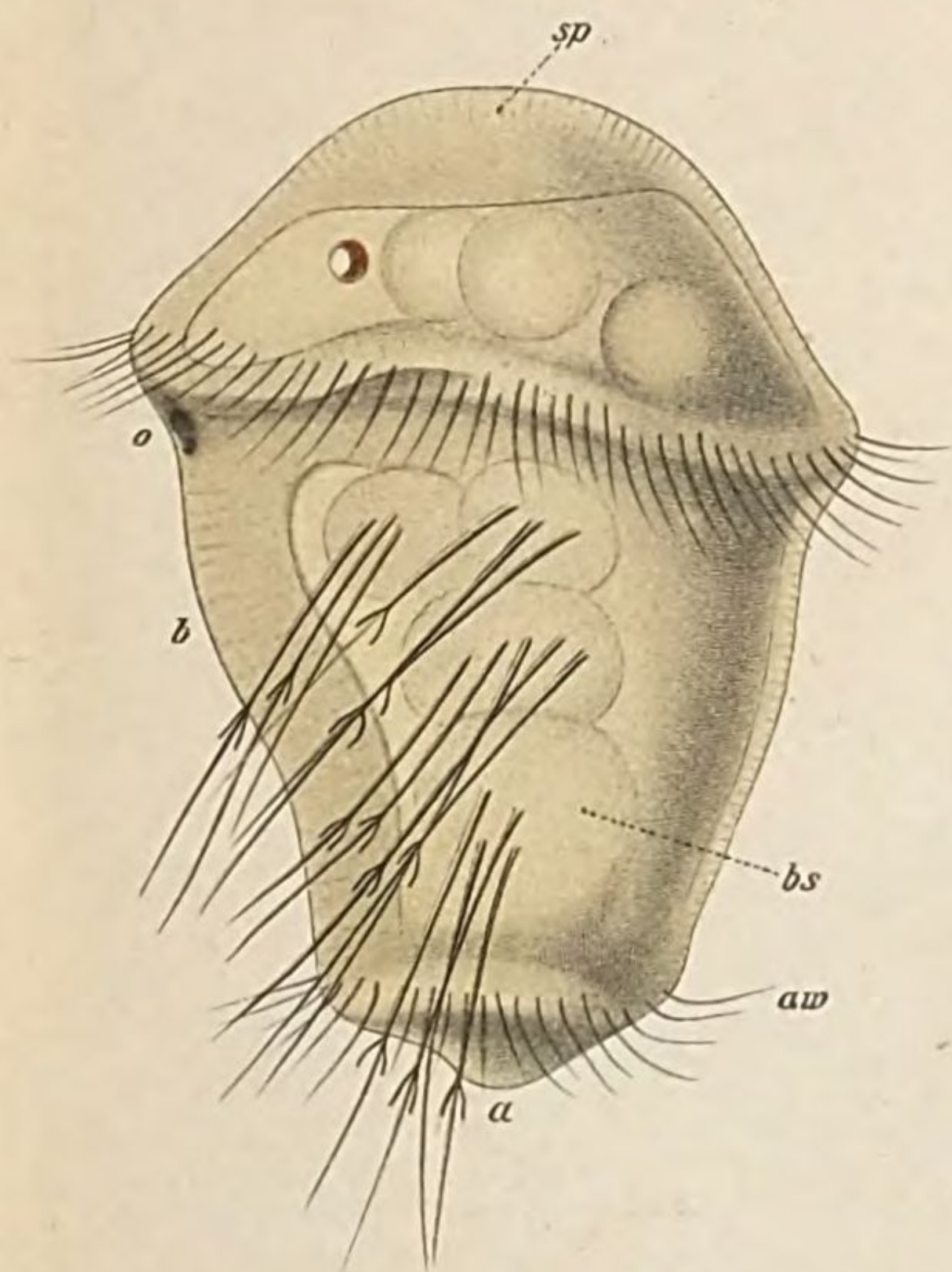
18



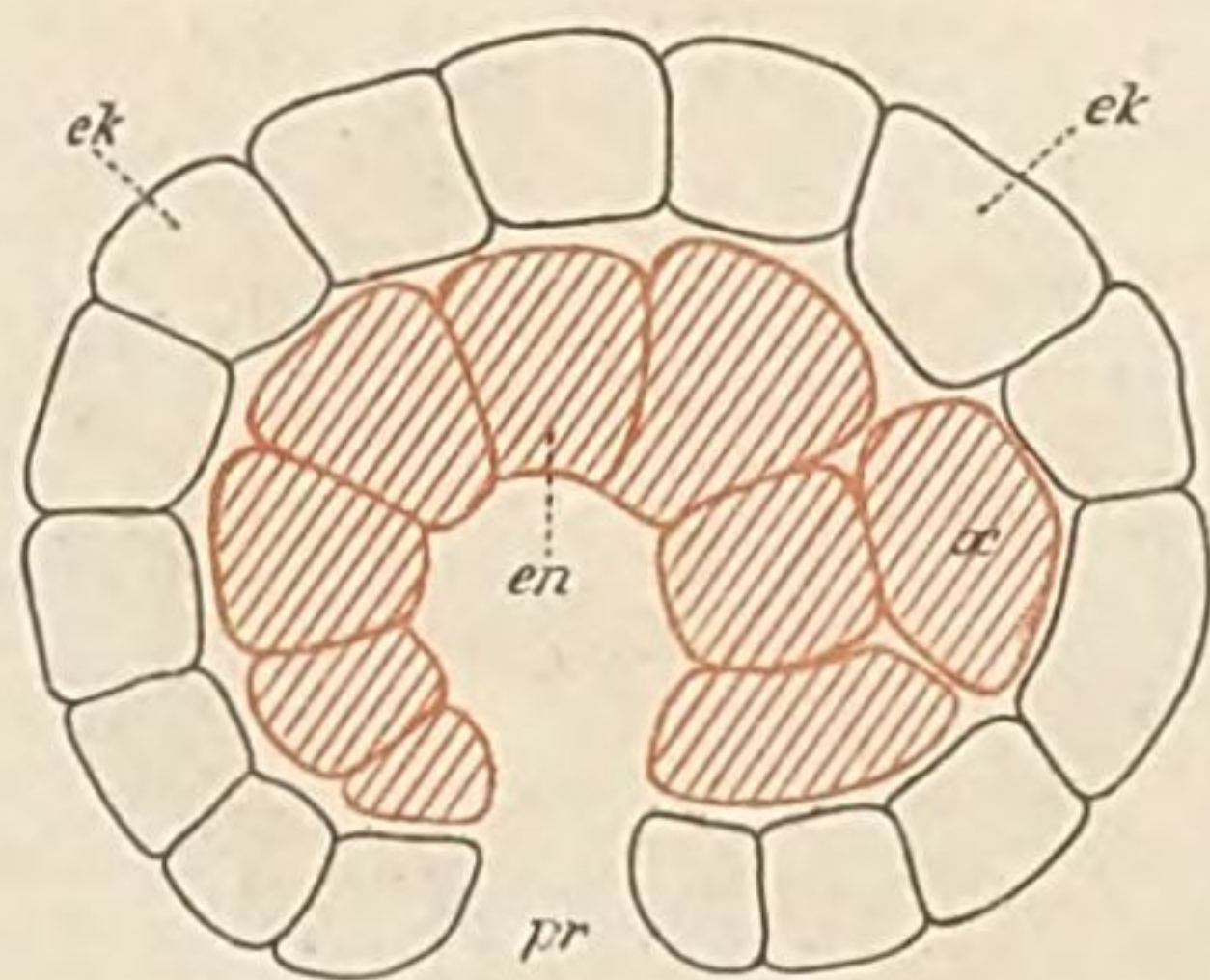
16



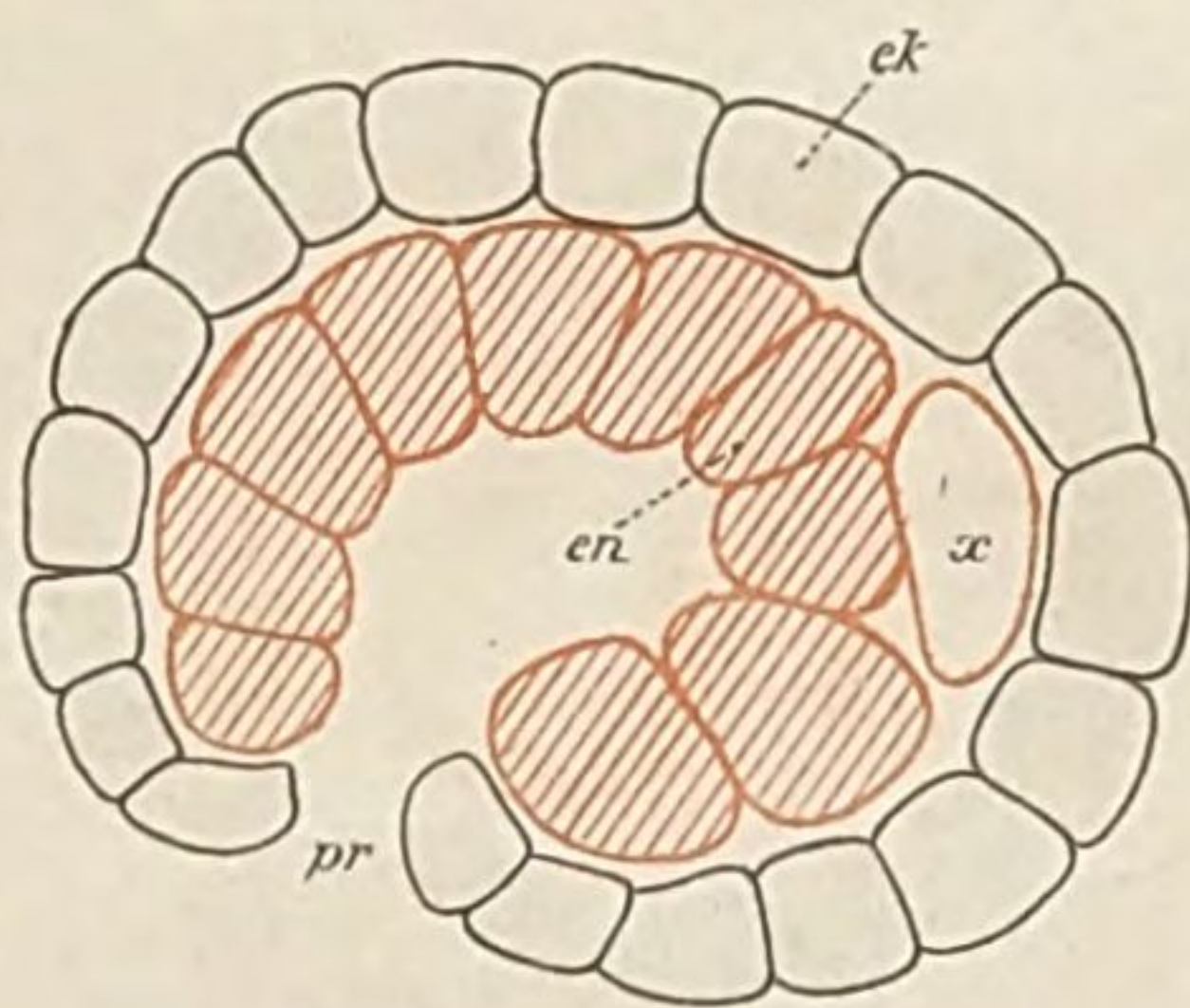
17



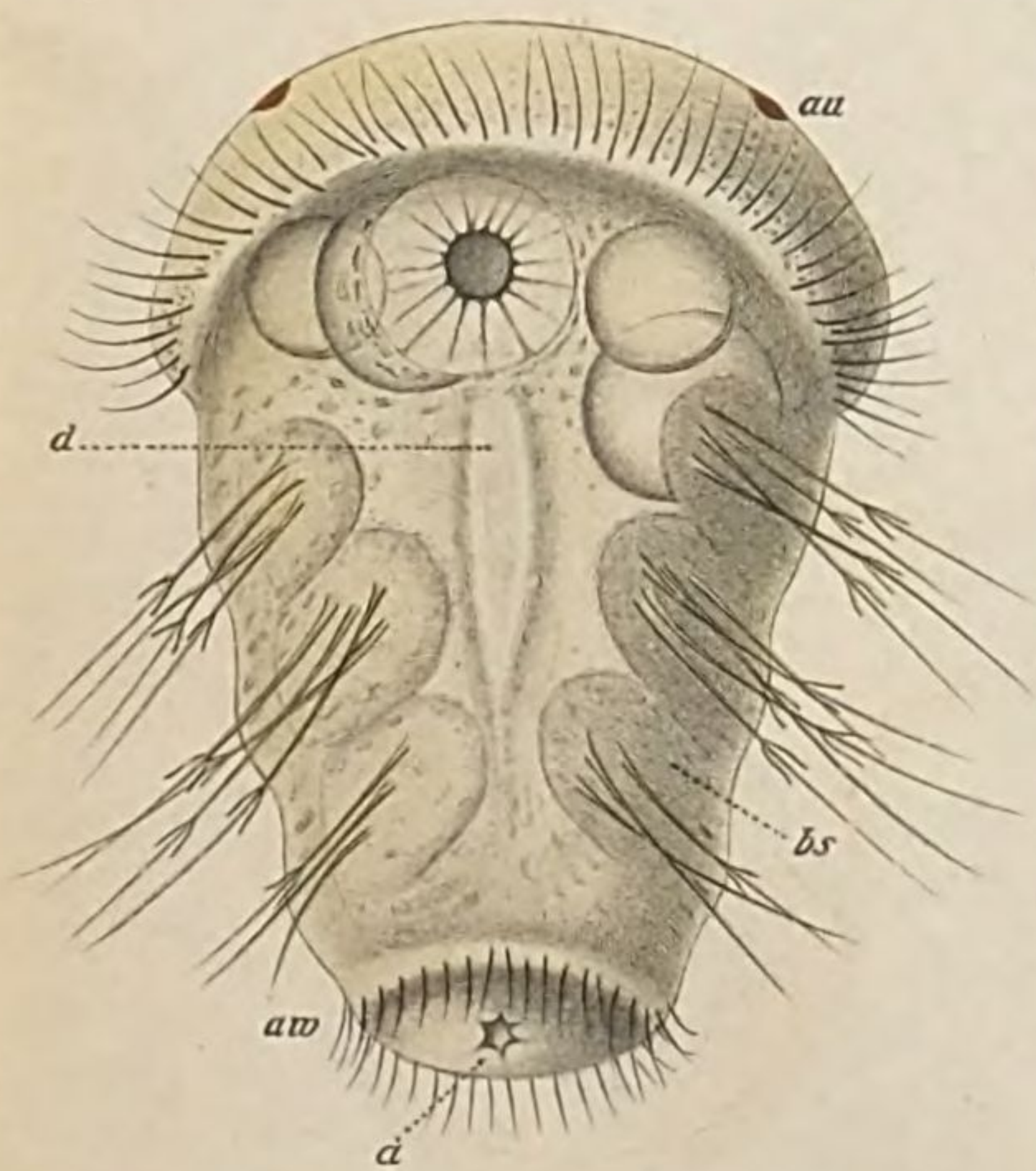
19



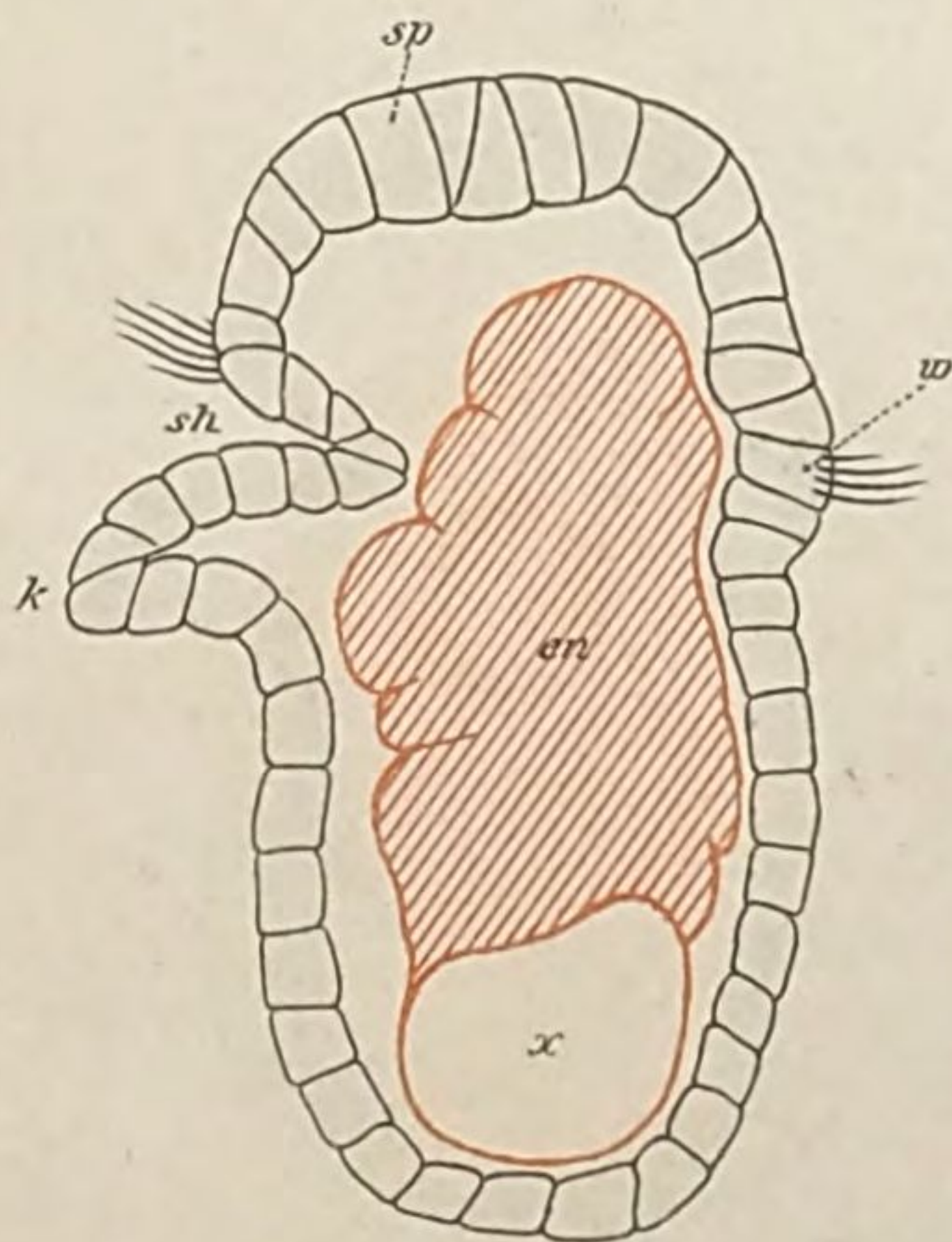
21



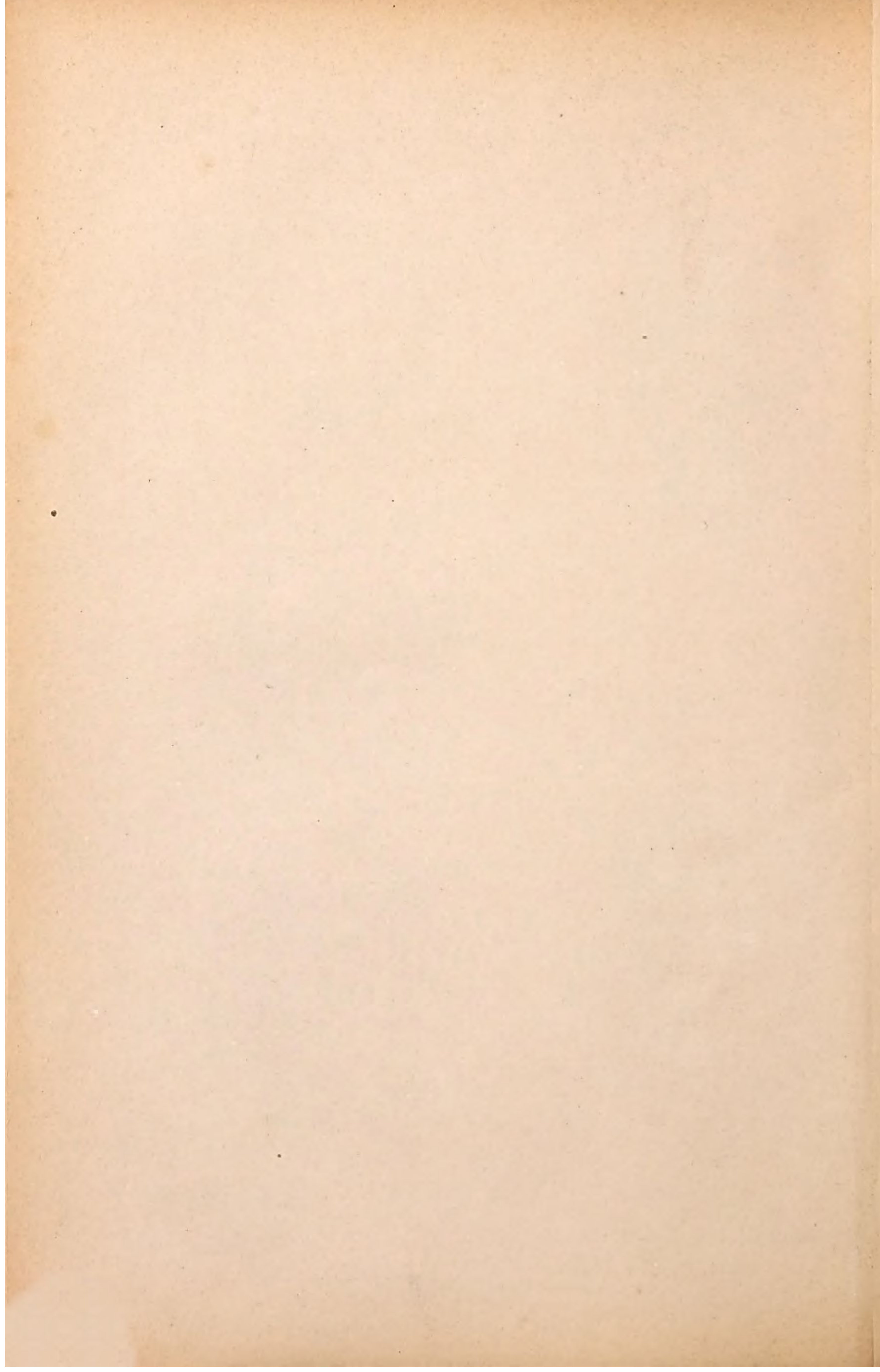
22



20



23



In demselben Verlage erschienen:

Goette, Alexander, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Lex. 8. Mit Atlas von 22 Tafeln in gr. Folio. 1875. M. 150 —

— Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche. Mit 4 photographischen und 1 lithogr. Tafel. In 4°. 1879. M. 18. —

Baer, Karl Ernst von, De ovi mammalium et hominis genesi. Cum tab. aenea picta. 4. maj. 1827. M. 5. —

— Untersuchungen über die Gefäßverbindung zwischen Mutter und Frucht in den Säugetieren. Mit 1 illum. Kupfertafel. gr. Fol. 1828. M. 12. —

Ecker, Alexander, Anatomische Beschreibung des Gehirns vom karpfenartigen Nil-Hecht, *Mormyrus cyprinoides* L. (M. bané Geoffroy St. Hilaire.) Mit 1 lith. Tafel. 4. 1854. M. 3. —

— Icones physiologicae. Erläuterungstafeln zur Physiologie und Entwicklungsgeschichte. 31 Tafeln mit 464 teils kolorierten Figuren und ausführlichen Erklärungen mit 41 schematischen Holzschnitten. Fol. 1851—1859. M. 20. —

Ehrenberg, Chr. G., Beiträge zur Kenntniss des kleinsten Lebens im ägäischen Meere, am Euphrat und auf den Bermuda-Inseln. Mit 1 Steindrucktafel. gr. 8. 1844. M. 1.20.

— Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere Leben der organischen Natur. Nebst einem Atlas mit 64 kolor. Kupfertafeln. gr. Fol. 1838. M. 270. —

— Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirken des unsichtbar kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. Nebst 41 Tafeln mit über 4000 grofsenteils kolorierten Figuren, gezeichnet vom Verfasser. gr. Fol. 1854. M. 216. —

— Fortsetzung des Textes (Bog. 1—22). gr. Fol. 1856. M. 16.80.

Hoeven, J. van der, Handbuch der Zoologie. Nach der zweiten holländ. Ausgabe. 2 Bde. gr. 8. 1850—1856. M. 12. —

Wagner, Rudolf, Icones zootomicae. Handatlas zur vergleichenden Anatomie. Nach fremden und eigenen Untersuchungen zusammengestellt. 35 Kupfertafeln (11 illum.) mit 1039 Figuren, von denen 553 nach neuen Originalen gezeichnet sind. Fol. 1841. M. 30. —

— Lehrbuch der Zootomie. Anatomische Charakteristik der Tierklassen, als Einleitung in das Studium der Zoologie, vergleichenden Anatomie und Physiologie, mit Hinweis auf die Icones zootomicae. 2. völlig umgearb. Auflage des Lehrbuchs der vergleichenden Anatomie. 2 Teile. gr. 8. 1843—1847. M. 4. —

UNTERSUCHUNGEN
ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER WÜRMER

VON
DR. ALEXANDER GOETTE,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

MIT HOLZSCHNITTEN UND 6 LITHOGRAPHIERTEN TAFELN.

BESCHREIBENDER THEIL.

LEIPZIG,
VERLAG VON LEOPOLD VOSS.
1882.

Goette, Alexander,

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer

Bd.: 1

1882

4 Zool. 145 s-1/2

urn:nbn:de:bvb:12-bsb11532591-6